

Studier över skogens näringsförhållanden

Studies on Forest Nutrition

III. Försök med tillförsel av växtnäringsämnen
till ett skogsbestånd på mager sandmark

*III. The Effects of Supply of Plant Nutrients
to a Forest Stand on a Poor Site*

av

CARL OLOF TAMM

MEDDELANDEN FRÅN
STATENS SKOGSFORSKNINGSINSTITUT
BAND 46 · NR 3

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

	Sid.
Förord	3
Inledning	5
Kap. I. Försöksytan och dess bestånd	7
Mark och markvegetation	7
Beståndets anläggning och utveckling	8
Kap. II. Gödslingen våren 1951	11
Kap. III. Synliga förändringar på bestånd och markvegetation till följd av gödslingen	13
Kap. IV. Tallarnas diametertillväxt efter gödslingen	15
Kväveförsöket	15
Minusförsöket	23
Kap. V. Den kemiska sammansättningen hos barr och blad från försöksytorna	26
Insamlingen av barr- och bladprover	26
Resultaten av barr- och bladanalysundersökningarna	28
A. Tallen	28
B. Granen	31
C. Björken	34
Kap. VI. Sambandet mellan tillväxten och assimilationsorganens näringshalt	39
Tillväxtens beroende av barrens kvävehalt hos tallen	39
Tillväxtens beroende av kvävehalten i assimilationsorganen hos gran och björk	43
Tillväxtens beroende av halten av mineralämnen i assimilationsorganen hos tall, gran och björk	44
Tillväxtens inverkan på assimilationsorganens näringshalter	47
Några slutsatser rörande bladanalysens användbarhet på skogssträd	48
Kap. VII. Sammanfattning	49
Litteraturförteckning	51
Summary in English	53
Bilaga I. Variationen i sammansättning mellan prov från skilda träd och skilda men likartade grenar inom samma träd	69
Appendix I. The Variation in Nutrient Content between Samples from Different Trees and from Different but Similar Branches from the Same Tree..	72
Bilaga II. Näringshalterna i årsbarr och fjolårsbarr ur samma prov	75
Appendix II. The Relation between the Nutrient Contents of Needles of Different Age	78
Bilaga III. En jämförelse mellan halterna av kväve, fosfor, kalium och kalcium i blad av vårtbjörk och glasbjörk från samma ståndort	81
Appendix III. A Comparison between the Contents of Nitrogen, Phosphorus, Potassium, and Calcium in Leaves from <i>Betula verrucosa</i> Ehrh. and <i>B. pubescens</i> Ehrh., Growing in the Same Site	82

Förord

Föreliggande arbete utgör det tredje avsnittet av serien »Studier över skogens näringsförhållanden». De båda tidigare uppsatserna i denna serie har behandlat frågor av huvudsakligen teoretiskt och metodiskt intresse, och publicerades därför på engelska. Den föreliggande avhandlingen innehåller en redogörelse för resultaten av ett par gödslingsförsök, vilka torde ha ett mera direkt intresse för svenska skogsmän. Den har därför skrivits på svenska, men den engelska sammanfattningen har gjorts tämligen utförlig, särskilt ifråga om de mera teoretiskt betonade avsnitt, där bladanalysmetodiken behandlas. Vissa resultat som ej direkt har med undersökningens egentliga syfte att göra, men som kan vara av intresse ur metodisk synpunkt eller i andra sammanhang, meddelas i tre bilagor; i dessa har den svenska texten gjorts något mera kortfattad än den engelska.

De här beskrivna nya försöken på Mölna försöksfält bygger i mångt och mycket på de äldre försöken där, som med början 1922 anlades i samarbete mellan Skogsvårdsstyrelsen i Jönköpings län och dåvarande Statens skogs-försöksanstalt. Författaren till denna avhandling står därför först och främst i tacksamhetsskuld till alla dem som medverkat i de tidigare försöken.

Bistånd i arbetet med de nya försöken har också lämnats från många håll. Ett beredvilligt stöd har alltid erhållits från Munksjö A. B., som äger försöks-fältet, och jag vill för detta särskilt tacka forstmästare Bengt Wetterhall och jägmästare Ivar Axelsson. Skogsvårdsstyrelsen i Jönköpings län har visat stort intresse även för de fortsatta undersökningarna på Mölna-fältet, och mycken hjälp har lämnats av förutvarande länsskogvaktaren Carl Storck.

Uppmätningen av bestånden på försöksytorna, liksom insamling och mätning av borrhärdar, har utförts genom försorg av avdelningen för produktions-forskning vid Statens skogsforskningsinstitut, där jag särskilt vill tacka professor Charles Carbonnier och skogvaktare Karl-Erik Rogberg.

Författaren står i stor tacksamhetsskuld till försöksledaren fil. lic. Bertil Matérn, med vilken jag har diskuterat många statistiska problem i samband med bearbetningen av materialet. Han har dessutom på skogsforsknings-institutets statistiska kontor låtit utföra det mera komplicerade räknearbetet i denna avhandling (beräkningen av spridningen kring Mitscherlich-kurvan samt åtskilliga variansanalyser).

De kemiska analyserna har utförts av ingenjör Britta Alverin, fru Ingegerd Dovner, ingenjör Sigrid Santesson samt ingenjör Hans Sjöwall. Fröken Alverin har dessutom utfört stora delar av räknearbetet. Diagrammen har ritats av

fru Kerstin Lindahl. Den engelska texten har granskats av fil. mag. Claes-Göran Rende. Till samtliga dessa liksom till alla ej här särskilt nämnda medhjälpare ber jag att få rikta ett varmt tack för deras omsorgsfulla arbete.

För värdefullt stöd i form av råd, kritisk diskussion och annan hjälp såväl under undersökningens gång som vid bearbetningen av materialet tackar jag professor Carl Malmström, professor Lars-Gunnar Romell och fil. kand. Torsten Ingestad. För förslaget att förlägga de här beskrivna försöken till Mölna försöksfält har jag också professor Malmström att tacka.

Stockholm i februari 1956.

Carl Olof Tamm

Inledning

Det har tidigare visats genom gödslingsförsök i gammal granskog i Nord-sverige att tillväxten där är direkt begränsad av tillgången på växttillgängligt kväve (Hesselman 1937, Romell 1952, se även Malmström 1949, 1953). På andra håll har en positiv gödslingseffekt erhållits efter tillförsel av kvävehaltiga ämnen (kärrtorv, torvslam, ris, se Holmbäck & Malmström 1947, O. Tamm 1938, C. O. Tamm 1947). Även i dessa fall rör det sig med stor sannolikhet om en kvävegödslingseffekt, men en experimentell prövning med rena kemikalier måste anses mycket önskvärd. Detta har varit en av anledningarna till att de här beskrivna försöken lades ut våren 1951 på Mölna försöksfält i Småland; enligt tidigare försök på denna lokal har tillväxten ökat efter torvgödsling och åtminstone temporärt efter risgödsling (C. O. Tamm 1947).

1951 års Mölnaförsök hade dock även andra syften än att fastställa om den tidigare effekten av torvtillförsel kunde tolkas som en kvävegödslingseffekt. Som tidigare omtalats (C. O. Tamm 1954, 1955) upptogs vid avdelningen för botanik och marklära vid Statens skogsforskningsinstitut år 1949 undersökningar över möjligheterna att bestämma skogens näringstillstånd genom kemisk analys av blad och barr. Förutsättningen för att tillfredsställande resultat skall kunna nås på denna väg — som vi i fortsättningen för korthetens skull kommer att kalla bladanalysmetoden — är att det föreligger definierbara samband mellan näringstillgången i marken, bladens eller barrrens näringshalter, samt trädens tillväxt. Man vet genom jämförande undersökningar att vissa av dessa samband är realiserade på olika håll och under olika betingelser. Ett kausalt uppklarande fordrar emellertid experimentell forskning, och eftersom problemen är ekologiska såväl som fysiologiska räcker det icke med laboratorieförsök, där en eller ett fåtal faktorer varieras. Man måste även experimentera med träden ute på deras naturliga växtplatser, eftersom just samspelet mellan en mängd faktorer, såväl miljöfaktorer (klimat, näringstillgång, konkurrens m. m.) som trädens egna egenskaper (ålder, rotutbredning, genetisk utrustning, m. m.), är det som till slut bestämmer tillväxten.

Eftersom det kunde förmodas att kvävetillgången var en avgörande faktor på Mölna försöksfält, utlades ett gödslingsförsök med varierande mängder kväve, tillfört i form av ammoniumnitratlösning. Avsikten var sedan att dels studera tillväxten efter gödslingen på borrhärdar uttagna vid lämplig tidpunkt, dels följa den kemiska sammansättningen hos barr och blad från träden på försöksytorna.

Försök med likartade syften har tidigare utförts av Mitchell & Chandler (1939), men endast i lövskog. Det var också ett önskemål att noggrannare än som skedde i deras undersökning följa tidsförloppet för både diameter-tillväxten och barrsammansättningen efter gödslingen.

Det kunde emellertid ingalunda betraktas som givet att kvävet var den enda näringsfaktor som begränsade tillväxten på Mölnafältet. Tvärtom måste det anses som säkert att den primära orsaken till den relativt låga produktionen på försöksfältet är sandens fattigdom på värdefulla mineralämnen (O. Tamm 1937, C. O. Tamm 1947). Som komplettering till kvävegödslingsförsöket utlades därför i omedelbar närhet till detta ett minusförsök, där på en yta så gott som samtliga växtnäringsämnen tillfördes, medan på var och en av övriga ytor inom detta försök ett eller ett par ämnen utelämnades.

Senare har ytterligare gödslingsytor lagts ut på Mölnafältet. Dessa är dock ännu ej reviderade, och kommer ej att diskuteras närmare här.

Kap. I. Försöksytan och dess bestånd

Mark och markvegetation

Ståndortsförhållandena på Mölnafältet har tidigare beskrivits ingående (Tamm 1947). Fältet utgöres av en nästan plan sandmo som höjer sig 2—4 m över omgivande vattendrag. Grundvattennivån regleras i stort sett av dessa vattendrag, då sanden är mycket genomsläpplig. Huvudfraktionen i sanden är i regel mellansand (0,2—0,6 mm), och den närmast största fraktionen är grovsand (0,6—2 mm). En viss inblandning av grus är vanlig, och skikt med upp mot 20 % grovmo (0,06—0,2 mm) förekommer på enstaka ställen. Halten av ännu finare beståndsdelar är genomgående låg, omkring 2 % i de djupare skikten och 5—10 % i markprofilens översta del.

Markprofilen är överallt järnpodsol med en tämligen tunn blekjord ($3,3 \pm 0,1$ cm). Humuslagret var år 1920 $5,7 \pm 0,1$ cm mäktigt, men minskade sedan i tjockled under hyggesstadiet och kultureernas tidigare år. År 1945 bestämdes mäktigheten till 4,5 cm i växtliga bestånd och 3,2 cm i hedartade luckor. Sedan 1945 torde humuslagret ha blivit ännu något mäktigare både i de växtliga bestånden och i de mindre utpräglade hedfläckarna. Vid undersökningen 1945 var H-skiktet överallt mäktigare än F-skiktet; inom hedfläckarna fanns det ofta blott H-skikt.

Inom försöksytan, bälte VIII, fanns det endast några små hedfläckar, som dessutom redan vid revisionen år 1945 höll på att övergå i mera mossrik och någorlunda normalt växtlig skog. Ett undantag utgjorde parcell VIII: 4, som år 1922 kalkats med slamkalk (från Götafors sulfatfabrik) i planteringshålen. På den kalkade ytan gick tidigt en stor del av tallarna ut till följd av någon svampsjukdom (rotröta?), varför denna parcell i likhet med de flesta andra kalkparcellerna är mycket gles och allttjämt rik på ljung och lavar (fig. 1). Parcell VIII: 4 togs ej med i de nya försöken (fig. 3).

Markvegetationen inom hela försöksfältet linjetaxerades år 1945 efter linjer med 16,67 m inbördes avstånd. Enligt denna taxering förhärskade inom bälte VIII mossorna i bottenskiktet och lingonriset i fältskiktet. Ljung förekom dock rätt ofta, som dominerande inom ytorna N_{1A} och N_{4A} (= 873: V och VII), och även lavrika bottenskikt uppträdde. En ny taxering sommaren 1951 av de bägge linjer som går genom 1951 års försöksytor har ej i detalj bearbetats, men synes dock visa att utvecklingen mot mossrika skogstyper fortsätter. Ljungen har gått tillbaka något. Lingonriset har hävdats sig bättre, men minskar på många håll i frekvens, när beståndsslutenheten ökar.

Beståndets anläggning och utveckling

För de här beskrivna försöken var det önskvärt att försöksytorna om möjligt innehöll samtliga våra tre huvudträdslag, tall, gran och björk, så att den kemiska sammansättningen i barr och blad av de olika trädslagen kunde studeras parallellt. På Mölnafältet är tallen så gott som överallt huvudträdslag, men inom vissa delar av fältet finns det en större eller mindre inblandning



Fig. 1. En björkrik del av försöksbeståndet, parcell 873: IV, sedd från det glesa kalkbandet (se fig. 3).

A plot rich in birch (No. 873: IV), seen from the rather open limed area.

av gran och björk. För de här beskrivna försöken utvaldes bälte VIII inom det tidigare s. k. huvudförsöket (se fig. 3 här samt kartan fig. 5 sid. 27, hos Tamm 1947). Detta bälte planterades i maj—juni 1922 med ettårig tall och tvåårig gran, bägge av småländskt ursprung; förhållandet tall : gran var 2: 1. Innan barrträdsplantorna sattes ut planterades treåriga björkplantor från en plantskola i Båstad i 3,2 m förband. Barrträdsförbandet var 1,3 m, men när det redan fanns en björkplanta i närheten utelämnades motsvarande barrträdsplanta. Björkplantorna dog i stor utsträckning ut; hjälpkulturer utfördes flera gånger med såväl björk som gran och tall. Hjälpkulturerna gick dock mycket dåligt till, särskilt beträffande björk och tall. Däremot kom det i

samband med planteringen in ganska många självsådda björkar, som sedan utvecklats sig förhållandevis väl.

Den allmänna utvecklingen hos kulturerna på Mölna-fältet har tidigare beskrivits (C. O. Tamm 1947, jfr även O. Tamm 1936, 1938), varför någon utförlig redogörelse icke torde behövas här. Sedan hjälpkulturerna i slutet på 1920-talet har inga skogliga åtgärder vidtagits inom försöksytorna före år 1954.

Beståndet inom bälte VIII domineras numera helt av tallen (fig. 1), men



Fig. 2. Ett numera väl slutet parti av försöksbeståndet utan nämnvärd björkinblandning (parcell 874: II). Tallarna är delvis mycket spärrgreniga.

Plot 874: II, a relatively dense stand of almost pure pine.

de flesta försöksparcellerna har åtminstone några björkar som når upp i det övre kronskiktet. En stor del av granarna lever alltså, men endast en liten del av dem tillhör det härskande kronskiktet. Många var vid försökets början år 1951 under en meter höga och utan nämnvärd höjdtillväxt.

Försökens indelning framgår av fig. 3. Beståndets egenskaper inom varje försöksparcell redovisas i tab. I, men då den uppskattning som ligger till grund för tabellen gjordes sommaren 1954, motsvarar tabellvärdena ej helt gödslingsförsökens utgångsläge. En viss nytta har man emellertid av den revision som gjordes år 1941, vid vilken samtliga träd inom varje bältes västra 2/5 höjdmättes. Ur dessa data kan man beräkna medelhöjden på

Tabell I. Beståndsegenskaper inom gödslingsytorna på Mölna försöksfält vid uppskattningen 1954. Ystörleken är inom försök 873 approximativt $22,5 \times 22,5$ m, och inom försök 874 20×20 m. Tallbeståndet planterades med plantor 10 år 1922. Beträffande behandlingarna, se texten.

Stand properties within the fertilized plots as measured 1954. Plot size approximately $22,5 \times 22,5$ m in experiment No. 873, and 20×20 m in experiment No. 874. Pine stand planted with one-year-old seedlings in 1922. For description of treatments, see text.

Yta Plot No.	Behand- ling Treatment	Trädslag Tree Species (1 = tall Pine 2 = gran Spruce 3 = björk Birch)	Bestånd efter gallring 30/6 1954 (> 4,5 cm diameter vid brösthöjd) Standing Trees June 30, 1954 (> 4,5 cm diameter at 1.3 m above ground)					Totalproduktion Total Yield per ha	
			Medel- diameter Mean Diameter cm	Medel- höjd Mean Height m	Stam- antal Number of Stems	Grund- yta Basal Area m ²	Kubik- massa Volume m ³	Grund- yta Basal Area m ²	Kubik- massa Volume m ³
873: I	N _{1B}	1 2+3	10,5 8,3	9,1 8,2	1 501 198	12,91 1,07	60,2 4,2	17,89	81,5
II	O _B	1 2+3	10,5 7,4	9,8 8,4	1 608 589	13,81 2,51	68,7 10,4	21,26	101,0
III	N _{2B}	1 2+3	11,6 7,5	10,2 7,9	1 442 435	15,26 1,93	77,4 7,6	20,41	97,7
IV	N _{4B}	1 2+3	11,3 9,3	9,9 10,2	1 333 464	13,47 3,13	67,2 15,2	20,50	100,0
V	N _{1A}	1 2+3	12,3 6,8	9,9 7,0	1 333 114	15,80 0,41	77,6 1,4	18,50	88,9
VI	N _{2A}	1 2+3	11,0 6,8	10,0 7,6	1 785 342	17,07 1,25	85,7 4,9	22,68	109,7
VII	N _{4A}	1 2+3	10,6 8,0	9,5 8,4	1 719 336	15,26 1,69	73,2 6,4	19,74	86,9
VIII	O _A	1 2+3	10,5 8,4	9,9 9,4	1 436 413	12,48 2,31	62,3 10,5	18,68	89,4
874: I	»-CaMgS»	1 2+3	11,3 7,2	10,1 7,8	1 450 100	14,48 0,41	72,5 1,6	18,17	88,8
II	»-KP»...	1 2+3	10,9 7,7	9,9 8,9	1 850 300	17,12 1,41	85,1 6,4	22,70	110,4
III	»O _M »...	1 2+3	10,4 7,2	9,4 8,1	1 425 125	12,10 0,51	57,8 2,0	15,95	74,1
IV	»-Mikro».	1 2+3	11,6 6,8	10,3 8,3	1 525 275	16,04 0,99	81,5 4,3	20,90	102,0
V	»-N»....	1 2+3	10,7 7,7	9,9 8,4	1 425 275	12,80 1,27	63,8 5,3	19,49	95,9
VI	»Allt»...	1 2+3	10,7 6,8	9,9 8,0	1 515 500	14,22 1,82	70,0 7,4	19,45	91,2

tallarna inom ytor på 25×20 m, som ungefär motsvarar fyra av de nya försöksparcellerna (dessa är $22,5 \times 22,5$ m). Siffrorna följer här:

Yta	N _{1B}	N _{2B}	N _{1A}	N _{4A}
Antal tallar 1941.....	120	119	98	127
Medelhöjd 1941, m.....	3,93	4,09	4,05	3,58
Medelhöjd 1954, m (enligt tab. I)....	9,1	10,2	9,9	9,5

Medelhöjdernas ordningsföljd var som synes densamma år 1941 som 1954, med undantag för att ytan N_{4A} gått om ytan N_{1B}; om detta beror på den starkare kvävegödslingen kan givetvis icke här avgöras. Tyvärr finns det inga mätningar inom den östra raden av de nya försöksparcellerna, men då dessa är något jämnare och mindre luckiga än flera av ytorna i den västra raden, torde deras medelhöjder 1941 ha legat inom eller i varje fall ganska nära variationsbredden för den västra raden.

Av tabell I framgår att vissa skillnader sommaren 1954 förelåg mellan de olika parcellerna i fråga om antal stammar, grundyta, kubikmassa, samt dessa egenskapers fördelning på trädslag. Skillnaden i det härskande trädslagets (tallens) medelhöjd är dock små, antydande att bonitetsskillnaderna är små. Medan medelhöjden för tallen inom nollytor och N₄-ytor stämmer nära med medeltalet för samtliga ytor (9,8 m) är N₁-ytornas tallar något lägre (9,5 m) och N₂-tallarna något högre (10,1 m). Som helhet måste Mölna-ytorna betecknas som ovanligt jämna, och således väl lämpade för ett försök, där gödslingsutslaget i första hand skall bestämmas genom en avläsning av den relativa tillväxten på borrhärdar.

Den fortsatta utvecklingen inom försöken kommer att följas genom uppskattningar sådana som den som ligger till grund för tab. I, då försöken numera ingår bland de gödslingsytor som bearbetas gemensamt av avdelningarna för produktionsforskning och för botanik och marklära vid Statens skogsforskningsinstitut. Vissa ytor fick en ny ammoniumnitratgiva sommaren 1955, något som dock ej skall behandlas här.

Beträffande gran och björk är det mycket svårare att dra några säkra slutsatser om eventuella ändringar i tillväxten på grund av deras oregelbundna förekomst och de enskilda trädens växlande fysiologiska tillstånd. Vissa uppskattningar av deras tillväxt torde dock vara motiverade vid en kommande revision av försöket.

Kap. II. Gödslingen våren 1951

Kväveförsöket — provyteserien nr 873 — utlades inom den södra delen av bälte VIII (se fig. 3), varvid som förut nämnts den glesa kalkytan undveks. Försöksområdet indelades i två block A och B om vardera fyra ytor. Inom varje block lottades de fyra olika behandlingarna ut: ingen tillförsel, enkel,

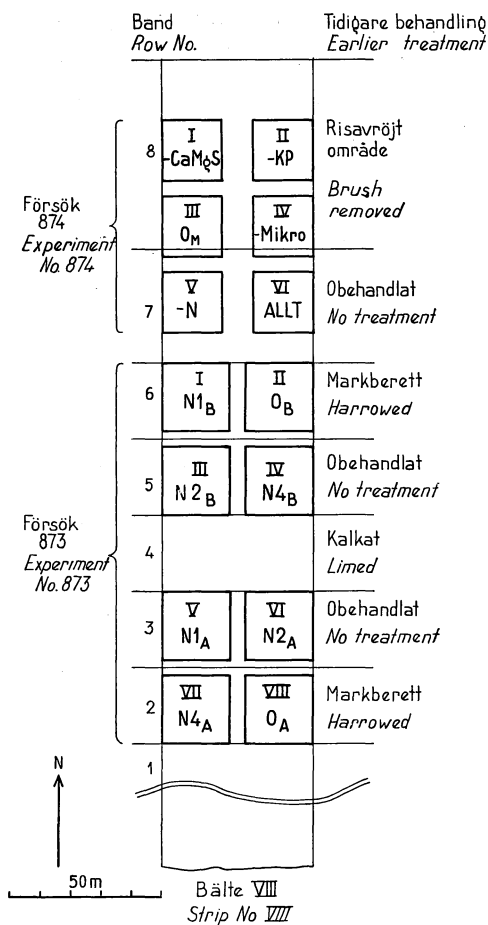


Fig. 3. Plan över de nya försöken inom bälte VIII på Mölna försöksfält. De nya försöksytorna är ritade med kraftiga konturer, den tidigare indelningen med finare konturer. Nummer och försöksledsbeteckning på de nya ytorna är ritade i respektive rutor; de tidigare behandlingarna anges i högra kanten.

Plan of the new experimental plots within strip No. VIII at Mölna Field. New plots are surrounded by heavy lines, and the number and signature of each plot is written inside. Old plots are marked off by fine lines, and their treatments are indicated in the right margin.

dubbel och fyrdubbel kvävegiva. Ytstorleken skulle vara $22,5 \times 22,5$ m med fem meters obehandlad kapp mellan ytorna, men då mätningen utgick från befintliga pålar från det ursprungliga försöket, blev ytstorleken i några fall ej exakt den avsedda. Icke heller doseringen av kvävet kunde göras med någon större noggrannhet, beroende på att det använda preparatet (teknisk ammoniumnitrat) hade klumpat ihop i de 15 kg plåtburkar där det förvarats. För att få ut saltet, måste detta lösas upp i vatten. Till varje yta återgick resp. $\frac{1}{2}$, 1 eller 2 burkar ammoniumnitrat, motsvarande 51 (= N1), 102 (= N2) och 205 (= N4) kg kväve per hektar. Varje kväveyta indelades med snören i fjärdedelar; på varje fjärdedel vattnades en fjärdedel av hela ytans ammoniumnitratgiva ut i 15 à 20 l vatten med en vattenkanna utan stril. Vattnet hämtades från bäcken i södra kanten av försöksfältet. Utvattningen skedde

Tabell II. Gödselgivor inom minusförsöket på Mölna försöksfält, april 1951.

Nutrient additions in the minus experiment, Mölna Field, in April 1951.

Element	Givet som Given as	Giva i kg/ha inom yta: Amounts in kg/ha within Plot:					
		I »CaMgS»	II »-KP»	III »O _M »	IV »-Mikro»	V »-N»	VI »Allt»
N	NH ₄ NO ₃	50	50	—	50	—	50
P	KH ₂ PO ₄	50	—	—	50	50	50
K	KH ₂ PO ₄	63	—	—	63	63	63
Ca	CaSO ₄ , ½H ₂ O.....	—	100	—	100	100	100
Mg	MgCO ₃	—	85	—	85	85	85
S	CaSO ₄ , ½H ₂ O; CuSO ₄ , 5H ₂ O.....	—	84	—	78	84	84
Cu	CuSO ₄ , 5H ₂ O (CuCl ₂ , 2H ₂ O).....	13	13	—	—	13	13
Mn	MnH ₄ (BO ₃) ₂ , 2H ₂ O.....	8	8	—	—	8	8
B	MnH ₄ (BO ₃) ₂ , 2H ₂ O.....	1,5	1,5	—	—	1,5	1,5
Zn	ZnCl ₂	11,5	11,5	—	—	11,5	11,5
Mo	MoO ₃	4	4	—	—	4	4

Samtliga ämnen ströddes ut torra, med undantag för ammoniumnitrat, zinkklorid och kopparklorid, som vattnades ut. Kopparklorid gavs i stället för kopparsulfat på yta I.

All salts were spread out dry, except the ammonium nitrate, the zinc chloride, and the copper chloride which were watered out. Copper chloride was given instead of copper sulphate within plot I.

den 25 april 1951. Vid detta tillfälle låg snö ännu kvar fläckvis på marken, som var mycket fuktig efter snösmältningen.

Minusförsöket utlades samtidigt med kväveförsöket. De använda mängderna gödselmedel står angivna i tab. II. Ammoniumnitratet och zinkkloriden (på yta »CaMgS» även kopparkloriden) vattnades ut, medan övriga preparat ströddes ut torra.

Ytstorleken inom minusförsöket var 20×20 m. Ytorna lottades ut, men eftersom det rörde sig om ett orienterande försök gjordes ingen upprepning.

Kap. III. Synliga förändringar på bestånd och mark-vegetation till följd av gödslingen

Den första iakttagna förändringen i trädbeståndets utseende efter kvävegödslingen var att granarna antog en allt mörkgrönare färg ju mera kväve de hade fått. Denna reaktion syntes redan på hösten efter gödslingen och kvarstod under de närmaste åren. Sommaren och hösten 1955 var det dock icke längre någon tydlig färgskillnad mellan ogödslade ytor och N₄-ytor. En viss tillväxtreaktion, som dock icke uppmäts, torde också ha inträtt på granarna, särskilt åren 1952, 1953 och 1954. 1955 års toppskott är rätt kort överallt på fältets granar, vilket väl sammanhänger med väderleken sommaren 1954. Inom N₂- och N₄-ytorna ser de flesta smågranarna numera rätt

växtliga ut, medan på nollytorna och utanför försöket många granar alltså står i »stamp».

Liknande resultat av kvävegödsling (i detta fall med kalkkammonsalpeter) har erhållits i ett åren 1953 och 1954 utlagt försök inom en annan, mera hedartad del av försöksfältet. Granarna var här så gott som genomgående små och oväxtliga och höjde sig delvis knappt över ljungen, trots att tallbeståndet var långtifrån slutet. Kvävegödslingen ökade här redan första sommaren barrlängden och åtminstone i en del fall sidokottens längd, samtidigt som den gjorde färgen mörkgrön. Påföljande sommar visade sig även en tillväxtreaktion på toppskotten. Resultaten stämmer väl med dem som beskrivits av Oksbjerg (1954).

Tallarna har liksom granarna uppvisat en färgreaktion, i det att de på de starkt kvävegödslade ytorna blivit mörkare gröna, men särskilt vid observationerna på senhösten har det varit svårt att iaktta skillnaden, vilket väl sammanhänger med vinterfärgningen. Tallkronorna har också blivit tätare till följd av kvävegödslingen, vilket märkts vid nedklippningen av provkvistar för barranalyser, särskilt 1953 och 1954. Det var icke så mycket skottlängderna som ändrat sig, av observationerna i fältet att döma, som fastmer barrens antal, längd och ställning på skotten.

På björkarna har det varit något svårare att konstatera en tillväxtreaktion, beroende på att många av fältets björkar befann sig i mycket dålig kondition före gödslingen. Kronorna har dock blivit tätare på N₂- och N₄-ytorna, om man jämför med likstora och lika friställda björkar på nollytorna. N₁-ytorna var bägge ovanligt björkfattiga, varför inga säkra iakttagelser kunde göras där. Det förefaller också som om de kvävegödslade björkarna blev mörkare gröna. Däremot har ingen skillnad ifråga om det höstliga gulnandet observerats mellan björkar med olika kväveförsörjning. I varje fall hösten 1951 hade samtliga parcellers björkar gulnat och fällt större delen av sina blad i mitten av oktober.

Markvegetationen förändrades påfallande litet till följd av kvävegödslingen. Här och var, särskilt inom N₄-ytorna, skadades markvegetationen något. Lingonriset visnade fläckvis, och mossorna gulnade eller bleknade. Dessa skador förefaller dock att ha varit av tämligen övergående natur. Sannolikt har en del knoppar eller skott på de skadade plantorna kunnat överleva. En viss positiv effekt av kvävegödslingen kunde iakttas på kruståteln, *Deschampsia flexuosa*, som förekommer sparsamt på fältet. Den blev starkt mörkgrön, och plantorna ökade sin tillväxt och blommade rikligare, dock utan att breda ut sig i högre grad. Något utslag att jämföra med det som iakttagits på andra håll (Malmström 1949, fig. 19) har ej alls erhållits. Därvid är dock att märka, att ammoniumnitratgivan på Mölnafältet har varit mindre och tillförd på annat sätt (engångsgödsling) än i Hesselmans och Romells försök.

Inom minusförsöket var brännskadorna på risen mycket obetydliga. Mosorna var däremot mera skadade än inom kväveförsöket. Skador uppträdde inom alla ytor, varför orsaken icke kan bero på giftverkan av enbart ett ämne. Antagligen rör det sig dels om en förgiftning orsakad av något eller några spårämnen (Zn, Cu?), dels om en mera ospecifik saltskada av samma natur som ammoniumnitratskadorna inom kväveförsöket. De senare skadorna visade sig framför allt som en blekning av mosstäckets, och föreföll att läkas ganska snabbt. Förgiftningsskadorna kvarstod något längre; i varje fall blev de dödade mossindividen icke så snabbt övervuxna; dessutom hade de ofta en mera rödbrun färg.

Då författaren räknade med betydligt större vegetationsförändringar efter gödslingen än som blev fallet, omtaxerades sommaren 1951 de två av de gamla vegetationstaxeringslinjerna (se Tamm 1947) som passerade ytorna. Dessutom utlades inom en nollyta och en kväveyta (N_{4B}) ett par vegetationsprovtytor, som noggrant beskrevs. Då de inträdda förändringarna varit små har jag icke ansett det löna sig att redan nu nyrevidera dessa taxeringslinjer och provtytor. Med tiden kan nog vissa förändringar i vegetationen väntas på grund av den ökade beskuggningen. Dock är det väl osäkert om skillnaden i beståndets täthet på kväveytor och nollytor är stor nog att avspeglar sig i markvegetationen.

Det är ju f. ö. icke endast markvegetationen som påverkas av beståndets täthet; detsamma gäller naturligtvis även de undertryckta granarna. Här har kvävegödslingen verkat tillväxstegrande; den ökade beskuggningen bör väl rimligtvis verka åt motsatt håll, åtminstone numera. Om 1955 års toppskott var svagare på kvävegödslade granar än på ogödslade, behöver detta således icke nödvändigtvis betyda att kvävegödslingen icke längre verkar positivt, utan kan möjligen tolkas som att beskuggningen nu har blivit så stark att tillväxten hämmas.

Kap. IV. Tallarnas diametertillväxt efter gödslingen

Kväveförsöket

Tillväxtreaktionen för gödslingen kan — i vad den rör tallens diametertillväxt — avläsas på borrhärdar uttagna sommaren 1954 i samband med att beståndet uppmättes. Eftersom ingenting tyder på att en positiv diametertillväxtreaktion skulle vara kopplad till en negativ höjdtillväxtreaktion kan man nog utgå ifrån att tallens kubikmassa ökat i minst samma grad som grundytan. Eftersom inga gallringsingrepp har gjorts före 1954, och bestånden inom de olika parcellerna i stort sett är ganska likartade (tabell I), torde inga allvarigare invändningar kunna göras mot att använda diametertillväxten som ett mått på beståndets tillväxt, låt vara att endast relativa siffror erhållas.

Borrhärdarna uttogs på 1,2 m höjd från omkring 40 tallar från varje parcell. Träden borrhärdades omväxlande från de olika väderstrecken. Provträden uttogs som en kvot av totala antalet tallar utan hänsyn till deras tillstånd; det

Tabell III. Årsringsbredd och barrkvävehalt hos tallarna inom ogödslade och kvävegödslade parceller på Mölna försöksfält.

Annual radial growth and needle nitrogen content of the pines in control plots and in plots fertilized with nitrogen.

Yta Plot No.	Be- hand- ling Treat- ment	Årsrings- bredd 1950 i % av medeltalet 1941—1950 Growth 1950, % of Average 1941—1950		Årsringsbredd efter gödslingen, % av årsringsbredden 1950 Growth after Fertilization, % of Growth 1950						Kvävehalt i expo- nerade fjolårsbarr, % av torrsvikt (Trädklass 1) Nitrogen Content of 1½-year-old Needles % Dry Weight (Tree Class 1)		
		Trädklass Tree Class										
		I			2+3+4							
		Trädklass Tree Class		1951	1952	1953	1951	1952	1953	1951	1952	1953
		I	2+3+4									
873: II.....	o	67,3	55,1	98,6	98,1	140,4	89,4	88,4	112,6	1,51	1,52	1,29
873: VIII.....	o	78,3	62,5	89,3	79,6	108,3	97,4	91,5	126,0	1,44	1,64	1,45
874: III.....	o	92,2	71,4	89,2	83,0	107,5	87,6	83,2	117,4	1,47	1,42	1,48
Medeltal.....		79,3	63,0	92,4	86,9	118,7	91,5	87,7	118,7	1,47	1,53	1,41
Average												
873: I.....	N1	78,8	81,2	111,1	130,2	162,1	110,9	136,1	158,8	1,62	1,61	1,48
873: V.....	N1	77,3	74,7	112,5	116,5	128,4	112,6	109,5	121,6	1,57	1,56	1,47
Medeltal.....		78,0	78,0	111,8	123,4	145,2	111,2	122,8	140,2	1,60	1,58	1,48
Average												
873: III.....	N2	72,9	65,1	118,6	134,5	155,4	128,5	139,8	168,0	1,68	1,73	1,51
873: VI.....	N2	76,0	65,7	126,6	137,4	170,2	126,4	126,7	153,1	1,91	1,69	1,55
Medeltal.....		74,4	65,4	122,6	136,0	162,8	127,4	133,2	160,6	1,80	1,71	1,53
Average												
873: IV.....	N4	73,7	55,2	121,9	144,3	166,6	127,5	161,5	186,4	2,07	2,02	1,60
873: VII.....	N4	81,6	73,5	131,0	141,2	167,7	145,4	152,0	185,7	2,25	2,26	1,64
Medeltal.....		77,6	64,4	126,4	142,8	167,2	136,4	156,8	186,0	2,16	2,14	1,62
Average												

antecknades emellertid till vilken trädklass vart och ett hörde (Trädklass 1 = härskande, 2 = medhärskade, 3 = behärskade och 4 = undertryckta). Ingen hänsyn togs heller till om provträden stod nära ytans kant eller ej; på en provyta 22,5×22,5 m ligger 17 % av ytan mellan 0 och 1 m från kanten. Den felkälla som ligger i att en del av provträden endast delvis har sitt rot-system inom den gödslade ytan kan medföra att en gödslingseffekt blir underskattad. Emellertid är sambandet mellan kvävetillgång i marken och tillväxt, som skall visas längre fram, ej rätlinjigt utan krökt på ett sådant sätt att denna felkälla i någon mån motverkas: tillväxtökningen hos ett träd som fått halva gödselmängden är avsevärt mycket större än hälften av ökningen hos ett fullgödslat träd.

Årsringsmätningarna har utförts på skogsforskningsinstitutets avdelning för produktionsforskning med sedvanlig metodik (Eklund 1949). Resultaten

Årsringsbredd
Diameter growth
(Period 1941-50=1000)

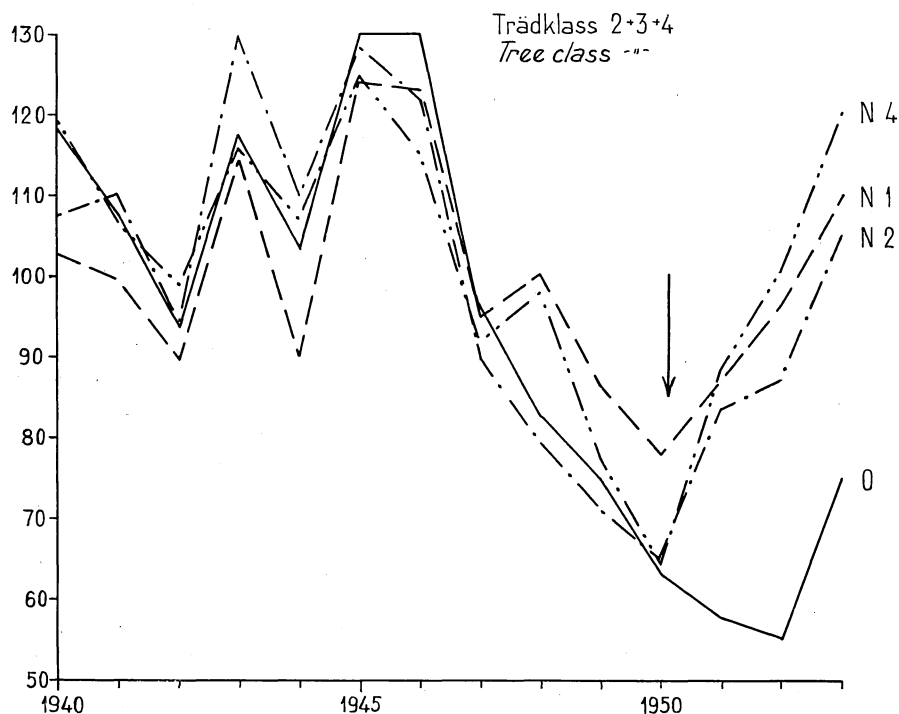
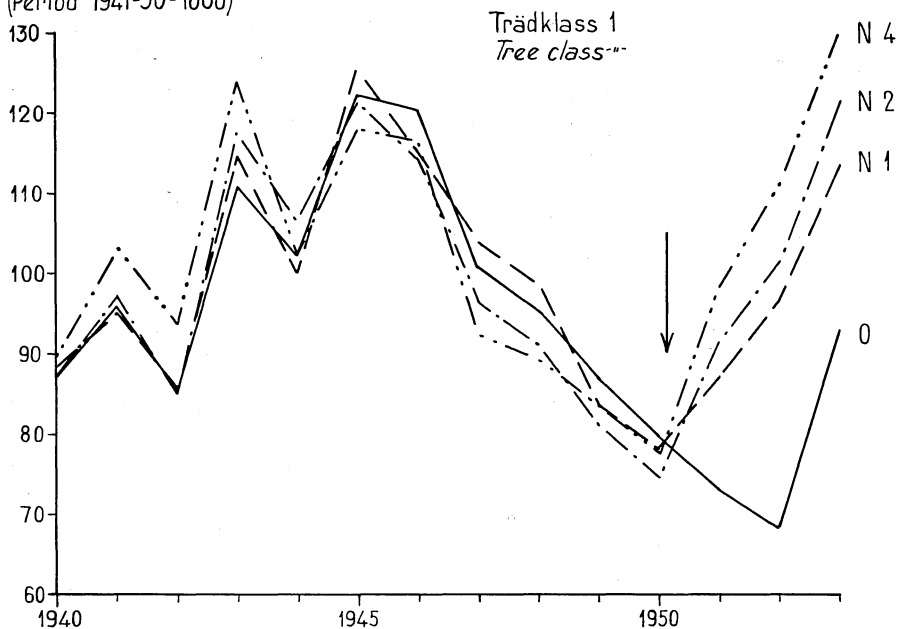


Fig. 4. Genomsnittlig årsringsbredd hos tallen inom de olika försöksleden inom kväveförsöket under perioden 1940—1953, uttryckt i procent av medeltalen för tioårsperioden 1941—1950.

Mean annual diameter growth of the pines in the different treatments of experiment No. 873 from 1940 to 1953. Values expressed as percentages of the mean annual growth during the period 1941—1950.

återges i tabell III för åren närmast efter gödslingen, samt i fig. 4 och 5. I värdena för ogödslade ytor ingår även yta 874: III (Nollytan inom minusförsöket). Materialet har delats upp i två grupper: härskande träd (trädklass 1) och övriga (trädklass 2 + 3 + 4). De härskande träden utgjorde i allmänhet omkring $\frac{2}{3}$ av hela antalet provträd; de övriga fördelade sig rätt oregelbundet på övriga trädklasser, oftast med en viss övervikt för klass 2.

I fig. 4 ser man att årsringsutvecklingen under tioårsperioden närmast före gödslingen har varit ganska likartad inom de olika försöksytorna inom kväveförsöket. Detta gäller särskilt de härskande träden, vilket väl till en del beror på att årsringsmedelvärdena där är säkrare bestämda tack vare det större antalet provträd. De härskande träden utgör ju också en betydligt enhetligare grupp än »övriga», vars fysiologiska tillstånd är starkt växlande.

Normalt sjunker ju årsringsbredden med trädens ålder. Perioden 1940—1953 torde dock vara alltför kort för att detta skall framgå tydligt, utan de växlingar i tillväxten som framgår av fig. 4 torde i stället bero på direkta eller indirekta klimatinflytanden. Åren kring 1940-talets mitt har uppenbarligen varit goda växtår (jfr även Näslund 1955, Eklund 1952 fig. 8). Någon anledning att införa klimatkorrekationer föreligger icke, eftersom de ytor som skall jämföras hela tiden stått under inflytande av samma klimat.

Från och med 1951 skiljer sig kurvorna i fig. 4 så till vida som de ogödslade parcellerna visar lägre tillväxt än förut, medan de kvävegödslade växer bättre ju mera kväve de fått. År 1953 skedde dock en viss återhämtning på de ogödslade parcellerna, men fortfarande ligger de gödslade ytorna betydligt över i årsringsbredd. Undersöker man de enskilda ytornas tillväxt i tabell III finner man i några fall rätt stora skillnader mellan lika behandlade ytor.

En uttömmande statistisk behandling av tillväxtsiffrorna stöter på vissa svårigheter, eftersom gödslingsutslaget varit olika olika år, och dessutom icke är lineärt beroende av kvävegivan (se nedan). Tabell IV visar resultaten av varians- och kovariansanalys på en del av materialet, nämligen årsringsbredden för trädklass 1 år 1952 inom olika ytor, siffrorna uttryckta i procent av medeltalet för tioårsperioden 1941—1950.

Variansanalysen i tab. IV visar en starkt signifikativ effekt av kvävegödslingen, men däremot ingen säker skillnad mellan olika kvävegivor. Vid kovariansanalysen tages hänsyn till utgångsläget genom att den variation som står i samband med årsringsbredden år 1950 fråndrages. Det visar sig då att utslaget för kvävegödslingen blir något mindre säkert än vid enkel variansanalys (från *** till **), men skillnaden är i själva verket ganska liten. I det ena fallet ligger sannolikheten P för att de erhållna värdena skulle ha kunnat uppkomma vid ren slumpvariation något under en gång på tusen, i det andra fallet något däröver. Vid kovariansanalysen bringas emellertid variationen inom försöksled (»felet») ned betydligt, vilket medför att ett om också svagt utslag erhålles för att det skulle kunna föreligga en verklig skillnad mellan de olika kvävegödslingarna ($0,1 > P > 0,05$). Att en sådan skillnad verkligen föreligger, göres i hög grad sannolikt därav att i samtliga sex fall i tab. III och fig. 5 (åren 1951, 1952 och 1953, samt både inom träd-

Tabell IV. Variansanalys på årsringsbredden inom olika parceller av kväveförsöket år 1952, uttryckt i procent av medeltalet för tioårsperioden 1941—1950, samt motsvarande kovariansanalys med årsringsbredden året för gödslingen (1950) som oberoende variabel.

Analysis of variance of the annual ring widths in 1952 within different plots of the nitrogen experiment, expressed as per cent of the average ring width during the period 1941—1950; and analysis of covariance of the same data, with the ring width of 1950 as independent variable.

Variationsorsak Source of Variation	Variansanalys Analysis of Variance			Kovariansanalys Analysis of Covariance		
	Antal frihetsgrader Degrees of Freedom	Kvadratsumma Sum of Squares	Medelkvadrat Mean Square	Antal frihetsgrader Degrees of Freedom	Kvadratsumma Sum of Squares	Medelrestkvadrat Mean Square
Totalvariation..... Total variation	8	2 847,95		7	2 846,64	
Mellan kvävegödslade och ogödslade ytor..... Between N-fertilized plots and controls	1	2 385,10	2 385,10	1	2 491,85	2 491,81
Mellan olika kvävegivor.. Between different nitrogen addi- tions	2	217,30	108,65	2	216,93	108,46
Inom försöksled (»fel»)... Between plots ("error")	5	245,55	49,11	4	137,87	34,47
Varianskvoter Variance ratios	$\frac{2\,385,10}{49,11} = 48,57^{***}$ $\frac{108,65}{49,11} = 2,212 \ (P > 0,2)$			$\frac{2\,491,85}{34,47} = 72,30^{**}$ $\frac{108,46}{34,47} = 3,147$ $(0,10 > P > 0,05)$		

klass 1 och »övriga») stiger tillväxten med stigande kvävegiva. Man kan endast konstatera att en statistisk analys av detta slag icke gör full rättvisa åt materialet. En fortsatt statistisk analys på de övriga fem fallen i tab. III skulle förmodligen, åtminstone i flera fall, ge stöd åt uppfattningen att det föreligger verkliga skillnader mellan olika kvävegivor, men det vore knappast korrekt att betrakta dessa nya analyser som helt oberoende upprepningar till tab. IV, och något fullt klart resultat skulle man således icke komma till.

För den fortsatta diskussionen är det av största intresse att fastställa *hur* tillväxten varierar med ökad kvävetillförsel. Man vet av erfarenheter från försök i växthus och från jordbruksförsök i fält att skördens beroende av tillförseln av ett näringsämne ofta kan uttryckas med en funktion av typen $Y = M (1 - 10^{-c(x+b)})$; Y är den erhållna skörden uttryckt i lämplig enhet; M är skörden vid optimal (egentligen obegränsad) tillgång på det tillförda näringsämnet x . Konstanten b är ett uttryck för markens förmåga att utan gödsling leverera ämnet x , och c är en annan konstant vald så att uttrycket $M \cdot 10^{-bc}$ blir lika med skillnaden mellan maximalskörden och skörden utan gödsling. Mycket höga givor av x medför ofta skadeverkningar, och värdet på

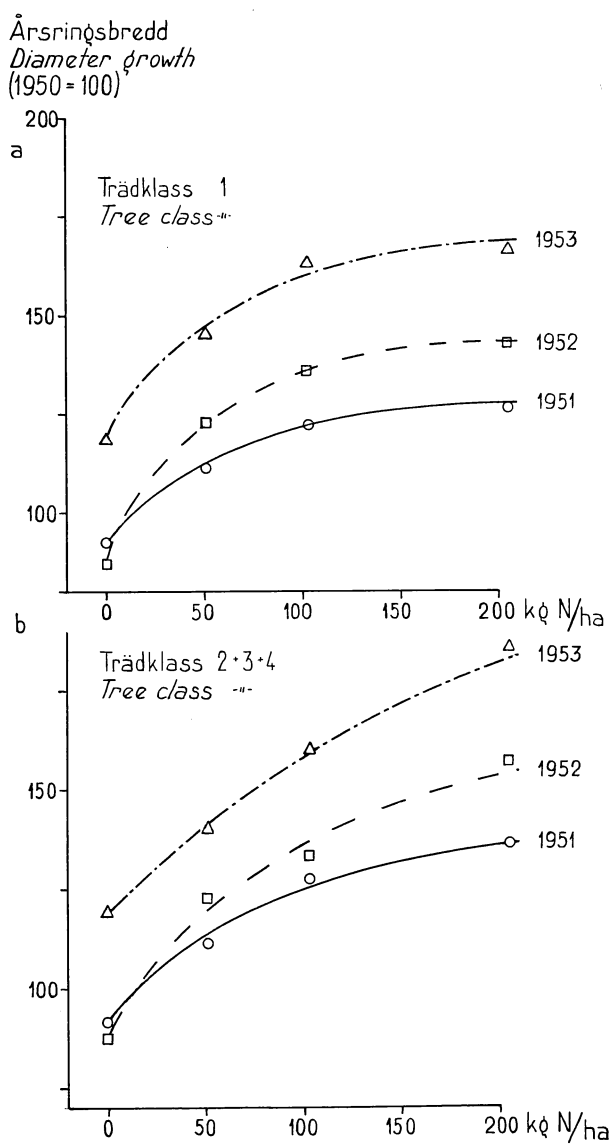


Fig. 5. Årsringsbreddens beroende av kvävegivan hos tallen inom försök 873. Värderna uttryckta i procent av årsringsbredden 1950.

Mean annual diameter growth plotted versus nitrogen addition. Values expressed as percentages of the growth in 1950.

den maximala skörden M blir därför i viss mån en matematisk konstruktion. Detta hindrar ej att formeln brukar kunna användas med god approximation över ett stort område. Existensen av ett samband av denna natur har först påvisats av Mitscherlich (se Romell 1924). Det har sedan visat sig att formeln

Tabell V. Konstanter till de funktioner som åskådliggöres av kurvorna i Fig. 5 a och b. Funktionen är $Y = M \cdot (1 - 10^{-c(x+b)})$; Y är årsringsbredden i % av årsringsbredden 1950, och x är kvävegivan uttryckt i enheten 50 kg N/ha. Beträffande konstanternas innebörd, se texten.

Constants to the curves of Fig. 5 a and b. The function used is $Y = M \cdot (1 - 10^{-c(x+b)})$; Y is the annual diameter growth in per cent of that 1950, and x is the nitrogen supply in units of 50 kg N/ha. See text for further information.

Trädklass Tree Class	År Year	M	c	$b \cdot 50$ (kg N/ha)	$M \cdot 10^{-bc}$	Använd metod Method Used
I	1951	129	0,30	80	37	Graphic
I	1952	145	0,40	50	58	"
I	1952	$143,5 \pm 5,5$	$0,44 \pm 0,14$	46 ± 14	$56,6 \pm 6,6$	SFI
I	1953	171	0,34	74	52	Graphic
2+3+4	1951	142	0,24	95	50	"
2+3+4	1952	164	0,22	75	76	"
2+3+4	1953	210	0,13	144	92	"

kan tillämpas på många områden, varvid storheten Y icke nödvändigtvis behöver vara en skördesiffra, utan kan vara nästan vilket mått på tillväxten som helst. I skogliga sammanhang har den använts av Mitchell (1934, 1939) på resultaten från försök med barrträdsplantor och av Mitchell & Chandler (1939) på resultaten från gödslingsförsök i bestånd.

Det finnes således all anledning att pröva Mitscherlichs formel på det föreliggande materialet, lämpligen då värdena i tab. III. Så har skett i fig. 5 a och b, där de utjämnade kurvorna konstruerats med hjälp av en grafisk metod, angiven av Spillman (1933). De vid detta förfarande erhållna konstanterna finns angivna i tab. V. För ett av fallen (årsringsbredden 1952, trädklass 1) har dessutom en noggrannare beräkning av konstanternas värden och spridningar gjorts på skogsforskningsinstitutets statistiska kontor; dessa värden betecknas SFI i tab. V. (Även Spillman anger noggrannare metoder för beräkningen av konstanterna än den här använda enkla grafiska metoden.)

Vad först beräkningsmetoden beträffar, visar en jämförelse mellan de konstantvärden som erhålls med det grafiska och det på minsta kvadratmetoden grundade (men ävenledes approximativa) beräkningssättet, att skillnaderna blir små och ligger inom de erhållna spridningarna. På ett så litet material som 9 par av värden, där det dessutom tydligen förekommer en avsevärd restvariation, torde således den enkla grafiska metoden ge fullt användbara resultat, vilka å andra sidan ej få pressas för mycket. Något tvivel om att formeln $Y = M \cdot (1 - 10^{-c(x+b)})$ är ett lämpligt uttryck för sambandet mellan diametertillväxt och kvävegiva föreligger knappast. Y -värdenas spridning kring sitt medeltal utgör 25,3 (8 frihetsgrader), men spridningen kring den krökta regressionslinjen är enligt den approximativa uppskattningen endast 6,9 (6 frihetsgrader). En rät regressionslinje minskar spridningen ganska obetydligt (till 22,5). I sammanhang därmed står att korrelationskoefficienten får det ganska låga och icke signifikanta värdet $r = 0,50$ (7 frihetsgrader). Beräkningen av korrelationskoefficienten för ett icke lineärt samband medför ju lägre signifikans än som svarar mot sambandets verkliga styrka.

Av kurvorna i fig. 5 a och b kan vi nu dra en hel del slutsatser; givetvis måste vi därvid komma ihåg att spridningen i materialet ej medger några mera exakta beräkningar på grundval av de utjämnade kurvorna. En del av slutsatserna bör därför närmast betraktas mera som arbetshypoteser än som slutgiltiga resultat. En relativt väl bestyrkt iakttagelse är den som rör skillnaden i reaktionssätt mellan de mer eller mindre undertryckta träden (trädklass 2 + 3 + 4) och de härskande (trädklass 1). De förstnämnda reagerar kraftigare på kvävegödslingen, särskilt på den högsta givan. De undertryckta träden befinner sig längre från optimal kväveförsörjning, eller med andra ord, *lider svårare brist på kväve än de härskande träden*. Orsaken kan antingen vara att en rikligare kväveförsörjning (högre halter) är behövliga vid lägre ljustillgång, eller att de härskande träden har större förmåga att tillgodogöra sig markens kväve. Bägge möjligheterna är tänkbara; för den senare talar mykorrhizautbildningens kända beroende av ljustillgången (Björkman 1942).

Ytterligare ett skäl som talar för att de undertryckta träden har svårare att ta upp markens kväve är värdena på konstanten b i tab. V, som genomgående är högre för trädklass 2+3+4 än för trädklass 1. Som förut nämnts kan denna konstant uppfattas som ett mått på markens naturliga kväveproduktion, men mätes i samma enheter som det tillförda kvävet. Enligt tabell V skulle nu enligt 1952 års siffror ca 50 kg kväve ha stått till de härskande trädens förfogande, medan motsvarande siffra för de övriga är 76 kg. Övriga års siffror ger utslag i samma riktning, varför det knappast rör sig om tillfälligheter, även om de enskilda värdena på b är ytterst osäkert bestämda. (Observera att det endast är jämförelsen mellan b -värden uträknade ur samma års siffror som har intresse; värdena får icke utan vidare uppfattas som den verkliga kväveproduktionen per ha och år.) Det är icke rimligt att anta att de mera undertryckta träden skulle ha 50 % mera markkväve till förfogande än de härskande träden, och ändå reagera starkare på tillfört kväve. Vissa skillnader mellan olika trädkategorier kan naturligtvis förekomma, sammanhängande med olika rotutbredning m. m., men de högre värdena på markens kväveproduktion för de svagare träden måste vara skenbara och sammanhänga med att de utnyttjar det tillförda kvävet sämre än de härskande träden; enheten för b blir därigenom högre. Denna förklaring motsäges icke därav att de svagare träden reagerat kraftigare på kvävetillförseln, eftersom skillnaden härvidlag väsentligen visade sig vid den högsta kvävegivan (tab. III).

Såväl av fig. 5 som tab. III framgår klart att tillväxtreaktionen för kväve var svagare 1951 än 1952 och även 1953. Ett liknande resultat erhöll Mitchell & Chandler (1949), nämligen att diametertillväxtreaktionen första sommaren efter gödslingen var mycket svagare än andra sommaren. Detta beror säkerligen på att tillväxten i viss mån är bestämd av processer som ägt rum redan innan nämnvärda mängder av det tillförda kvävet kommit in i trädens produktionsapparat. När det gäller klimatets inverkan på diametertillväxten har Eklund (1954) visat att denna hos tallen är beroende icke endast av det inne-

varande årets klimatinflytanden, utan även av det närmast föregående årets väderlek.

Den största skillnaden mellan kvävegödslade och ogödslade ytor förelåg 1952, medan de ogödslade ytorna 1953 växte så mycket bättre än året innan, att kväveeffekten minskade trots hög tillväxt även på kväveytorna. Det förefaller sannolikt att avmattningen i tillväxtreaktionen på de gödslade ytorna kommer att fortsätta de följande åren (se kap. V, där förändringarna i barrsammansättning diskuteras). Att formen på tillväxtkurvorna är så lika tre år i följd är närmast överraskande. Möjligen kan man för de svagare trädens del spåra en ändring i kurvformen med tiden, innebärande att kväveoptimum förskjuts mot allt högre kvävegivor.

En uppskattning av tillväxten vid optimal kvävetillgång (konstanten M i tab. V) blir givetvis behäftad med en avsevärd osäkerhet. Kurvorna i fig. 5 a tyder dock på att den allra största delen av den möjliga tillväxtökningen uppnåtts i och med en tillförsel av 200 kg N/ha. De starkast kvävegödslade tallarna av trädklass 1 skulle enligt detta resonemang befinna sig nära optimal kväveförsörjning under de tre åren närmast efter gödningen. Tillväxten måste då begränsas av andra faktorer, t. ex. vattentillgång, ljusstillgång, eller tillgången på mineralnäringsämnen. Även faktorer inom träden själva kan tänkas vara verksamma (genetiska eller förvärvade under deras tidigare utveckling).

Minusförsöket

Samtidigt med insamlingen av borrhärdar från kvävegödslingförsöket 1954 gjordes motsvarande insamling inom minusförsöket. Detta material har sedan bearbetats parallellt med materialet från kväveförsöket; som redan framgått utnyttjades nollytan inom minusförsöket även för bearbetningen av kväveförsöket. Då emellertid minusförsökets resultat icke är lika klara och entydiga som kväveförsökets, skall behandlingen av dem göras relativt kortfattad här. En kommande revision av såväl minusförsöket som ett par 1953 utlagda försöksytor inom olika delar av Mölnafältet torde komma att lämna svar på en del av de frågor som nu måste lämnas öppna.

Liksom inom kväveförsöket har för varje parcell inom minusförsöket årsringsbredden i % av den för året före gödningen (1950) uträknats, separat för trädklass 1 å ena sidan och för trädklass 2+3+4 å andra sidan. Dessa värden har sedan dividerats med medeltalet för samma år för samtliga tre nollytor (873: II, 873: VIII och 874: III). Resultatet återges i fig. 6, där dessutom tillväxten på nollytorna dragits ifrån. Fig. 6 c och d åskådliggör således tillväxtökningen (resp. tillväxtminskningen) efter gödningen på de enskilda ytorna inom minusförsöket, medan fig. 6 a och b för jämförelsens

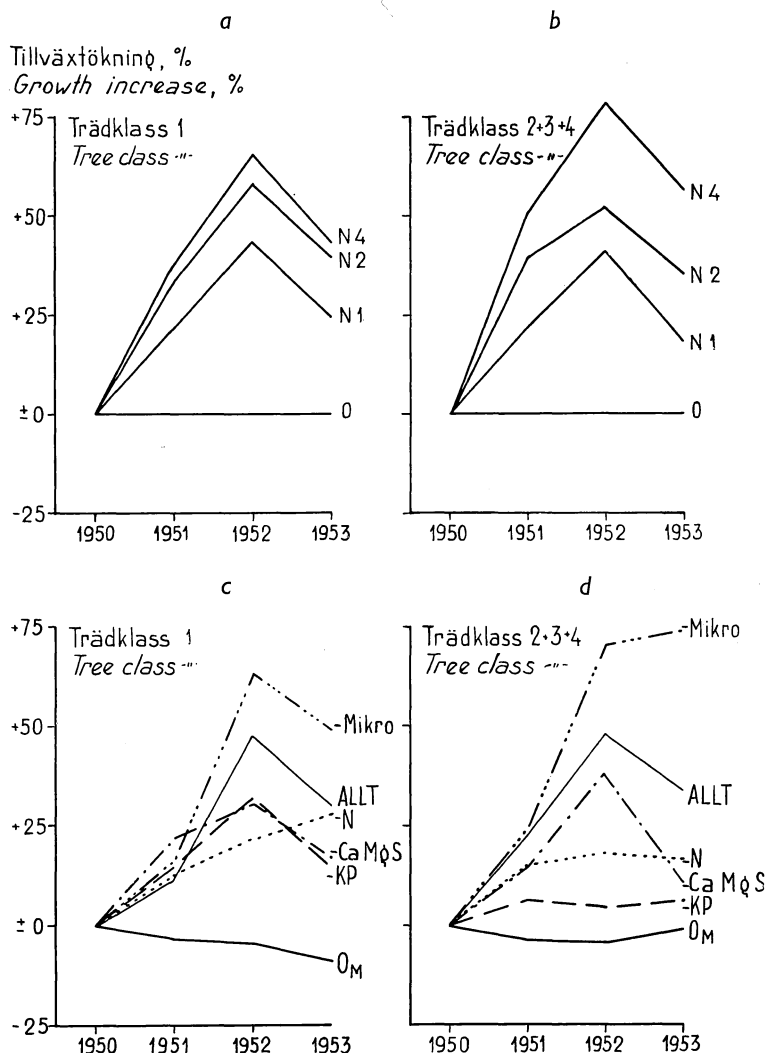


Fig. 6. Tillväxtökningen efter gödningen inom kväveförsöket (a och b) samt inom minusförsöket (c och d). Se vidare texten.

Growth increase after fertilization in the nitrogen experiment (a and b) and in the minus experiment (c and d). For further explanation, see text.

skull visar motsvarande utveckling inom de olika försöksleden inom kväveförsöket.

Vid bedömningen av resultaten i fig. 6 c och d måste man först ta hänsyn till att vissa försöksfel säkerligen existerar. Spridningen kring utjämningsfunktionen var i ett fall i fig. 5 a (år 1952) enligt vad som ovan nämnts ± 7 i de där använda enheterna. Åtminstone samma spridning kring de sanna

värdena torde kunna väntas i fig. 6 c; i fig. 6 d bör den rimligtvis vara större, eftersom antalet träd inom trädklass 2+3+4 är lägre än inom trädklass 1, och gruppen dessutom är mera heterogen.

Även med tillämpning av denna reservation finner man emellertid att tillväxten inom minusförsöket sannolikt var bäst icke inom den fullgödslade ytan »Allt», utan inom ytan »Mikro». Detta kan tolkas som en gifteffekt av något eller några spårämnen. Som tidigare nämnts uppstod inom minusförsöket vissa brännskador, som sannolikt hade med spårämnescödslingen att skaffa. Givorna av olika spårämnen (tab. II) var måhända alltför höga för träd och markorganismer; de hade valts med utgångspunkt från inom jordbruket vanliga givor. Denna eventuella gifteffekt gör det mycket svårt att tolka resultaten av minusförsöket.

När det gäller övriga näringsämnen torde givorna — i motsats mot spårämnescivorna — ha varit väl låga för att ge tydliga effekter. Orsaken till de låga givorna var att jag i möjligaste mån ville undvika sekundära effekter (rotskador såväl som gröngödslingseffekter) på grund av höga saltgivor till den elektrolytfattiga skogsmarken. Den fullgödslade ytan har emellertid näst efter »Mikro» haft den bästa tillväxten, och trots att kvävegivan inom minusförsöket endast var 50 kgN/ha låg tillväxten 1952 inom både »Allt» och »Mikro» över tillväxten inom N1-ytorna inom kväveförsöket. Detta kan tolkas som en effekt av andra näringsämnen än kväve. Å andra sidan har ytan »N» har visserligen vuxit bättre än kontrollen, men ligger särskilt 1952 relativt lågt i tillväxt. Det är således knappast någon tvekan om att det icke förekommer även kväveeffekter inom minusförsöket (se vidare sid. 42). Det är dessutom icke helt uteslutet att en del av mineralämneseffekten beror på ökad kvävefrigörelse (jonbyte m. m., se sid. 43). Om det alltså sannolikt föreligger positiva effekter (direkta eller indirekta) av tillförsel av mineralämnen inom minusförsöket, så går det icke ur fig. 6 c och d att utläsa vilket eller vilka ämnen som har haft den största effekten. Det är att hoppas att senare utlagda försöksytor på Mölnafältet skall ge bättre information, i första hand om det föreligger mineralämnescrist där, i andra hand om vilka mineralämnen som i så fall främst ger tillväxtreaktion.

Givetvis är det icke endast näringsfaktorerna som bestämmer tillväxt och produktion hos Mölnabeståndet. Vattentillgång, temperatur, ljus m. m. påverkar också tillväxten. Fastän dessa faktorer ej har varierats avsiktligt i de här beskrivna försöken kan ett visst belägg för deras inverkan hämtas ur den starka variationen i tillväxt från år till år. Eftersom denna variation även drabbar tallar med mycket god kväveförsörjning (jämför t. ex. i tab. III tillväxten 1952 och 1953) måste orsakerna ligga på helt annat håll än i kväveförsörjningen, i någon eller några tills vidare ej närmare kända klimatfaktorer

(se Eklund 1954, Holmsgaard 1954). Det är emellertid intressant att konstatera, att även om den absoluta tillväxten varierar från år till år, så kan ett tallbestånd reagera på en tillförd kvävemängd på ungefär samma sätt både ett gott och ett dåligt växtår.

De här erhållna resultaten, och de slutsatser som kunnat dras särskilt ur fig. 5, gäller naturligtvis egentligen endast för tallbeståndet på Mölna försöksfält under de betingelser som varit rådande under försöken. Vid en upprepning av försöket på en annan plats skulle man sannolikt också kunna använda Mitscherlichs funktion, men med nya värden på konstanterna. Vi skall i ett följande kapitel diskutera om man med hjälp av bladanalysundersökningar möjligen kan våga generalisera resultaten.

Kap. V. Den kemiska sammansättningen hos barr och blad från försöksytorna

Insamlingen av barr- och bladprover

Det ansågs önskvärt att insamla växtprover för kemisk analys från försöksytorna redan före gödslingen, och så skedde i september 1950. Vid detta tillfälle var emellertid försöksplanen icke fullt definitivt utformad, och icke heller förelåg tillräckliga erfarenheter om den lämpliga provtagningsmetodiken. Det har senare visat sig (Tamm 1951, 1955a), att årstiden (början av september) visserligen var lämplig för insamling av björkblad, men något för tidig för insamling av tall- och granbarr. Vid senare provtagningar har därför björkbladen insamlats omkring 1 september, medan barrproverna har tagits i mitten av oktober eller senare på hösten. Barrproverna från september 1950 är dock fullt jämförbara med varandra; det är vid jämförelser mellan prover från olika lokaler och i synnerhet från olika år som provtagningsårstiden har så stor betydelse.

Vid 1950 års provtagning insamlades barr, resp. blad från en nedklippt väl exponerad kvist ur övre delen av kronan av två tallar och två björkar från varje parcell inom det blivande kväveförsöket. Även av två granar inom varje parcell togs liknande prov, men då flertalet granar var mer eller mindre undertryckta, kunde kravet på god exponering ej upprätthållas här. Grankvistarna togs i stället oftast från tredje grenvarvet uppifrån, liksom även tallkvistarna. Varje kvist fick sedan ett provnummer; beträffande barrträden delades kvistarna i årgångar. Granbarren fick torka på kvistarna, medan tallbarr och björkblad repades från kvistarna (med kortskott, resp. bladskäft med) och breddes ut för lufttorkning så snart som möjligt efter provtagningen. Lufttorkning är icke en helt tillfredsställande metod, då barren och bladen undergår torrviktsförluster på grund av andning innan de torkar (White 1954,

Tamm 1955), men när alla prov i en serie behandlats på samma sätt torde andningsförlusterna icke spela någon större roll för resultatet av jämförelser inom serien.

Alla analysresultat är angivna i procent av provens torrvikter.

Provträden från år 1950 utmärktes med etiketter, och varje år har sedan liknande prover samlats in från samma träd. Från och med 1952 insamlades regelbundet två kvistar från varje träd, och i ett par fall har barren eller bladen från dessa två kvistar behandlats separat, varigenom man kan få en uppfattning om storleken av variationen i kemisk sammansättning såväl inom som mellan träd (se vidare bilaga 1).

Utöver proven från individuella provträd insamlade jag varje höst fr. o. m. 1951 generalprov av björkblad och tallbarr från de olika parcellerna inom kväveförsöket och minusförsöket. Härvid medtogs alla björkar växande inom ytorna med undantag för de förut nämnda provträden och dem som stod närmare ytans kant än 2 m. I ett fall (N_{1A}) fanns det endast en sådan björk, men oftast var antalet mellan 5 och 10. Beträffande tall medtogs alla härskande tallar växande mer än fem meter innanför parcellens gräns. Det blev i regel mellan 10 och 20 träd. Från varje träd togs blad resp. barr från en kvist; på de björkfattigaste ytorna togs dock två kvistar från varje träd.

Ytterligare en del prover har samlats utöver de nu nämnda regelbundet återkommande provtagningarna. Inom minusförsöket insamlades sålunda hösten 1951 barr av de bästa granarna inom varje parcell, tagna på samma sätt som av de individuella provträden inom kväveförsöket.

Samma höst insamlades också björklövförna under de sexton provträden inom kväveförsöket. Hösten 1951 var mycket regnfattig över hela landet; i Jönköping föll fr. o. m. den 6 september t. o. m. provtagningsdagen den 13 oktober 21 mm, varav endast 4 mm efter den 21 september. Björkbladen kunde således icke i nämnvärd grad hinna bli urlakade av regn under gulnandet och lövfällningen. Dessutom hade lövfällningen detta år åtminstone till största delen skett under vindstilla, eftersom det låg en hög av gula blad under varje björk, men endast relativt få blad emellan björkarna. Ett fåtal blad satt ännu kvar på träden. Efter som prov tidigare hade samlats in av gröna björkblad från samma träd erbjöd sig ett ovanligt gynnsamt tillfälle att undersöka icke endast gödslingens inverkan på björkförnans sammansättning utan även sambandet mellan sammansättningen av gröna och gula björkblad. Även om proven av gröna björkblad icke som förna-proven representerade ett genomsnitt av kronan, kan man nog räkna med att deras sammansättning var väl korrelerad med kronans genomsnittliga sammansättning.

Både *Betula verrucosa* och *B. pubescens* förekommer inom försöksfältet. Den förre arten är vanligast. På varje försöksyta har det antecknats hur många av björkarna som hörde till den ena eller andra arten. I vissa fall har proven hållits i sär artvis, och i bilaga III återfinnes en sammanställning av analysvärdena för sådana prov.

Barr- och bladproverna har analyserats kemiskt vid avdelningen för botanik och marklära vid Statens skogsforskningsinstitut. Metoderna har i stort sett varit desamma som förut beskrivits (Tamm 1953). Analysfelen har varit så små att de saknar större betydelse för bedömningen av resultaten, åtminstone när det gäller kväve, fosfor, och kalium, där de rört sig vid eller under 3 % av värdena. Beträffande kalcium har reproducerbarheten varit i det närmaste lika god som för de övriga ämnena, men det är känt att systematiska fel kan uppträda vid lågfotometrisk analys av kalcium i närvaro av bl. a. fosfat (Leyton 1954 b, Tamm 1955). Då variationerna i fosfathalt och sannolikt även i andra störande ämnen i allmänhet varit små, torde det dock vara tillåtligt att göra jämförelser mellan kalciumhalterna inom varje serie, medan däremot jämförelser mellan olika årsserier kan vara något mera riskabel.

I de standardavvikelser för prov insamlade på olika sätt som anges i bilaga 1 ingår även det (tillfälliga) kemiska analysfel som uppstår om man tar medeltal av det angivna antalet kvistar. Om däremot de olika provkvistarna först blandas till ett generalprov och sedan analyseras, måste det kemiska analysfelet läggas till den angivna spridningen på inom felkalkylen vanligt sätt. I den mån det kan förekomma systematiska analysfel (som t. ex. i fallet kalcium) måste man givetvis vara mera försiktig. De siffror som meddelas här är antingen medeltal för enkelbestämningar på flera kvistar, eller medeltal av dubbelprov.

Resultaten av barr- och bladanalysundersökningarna

A. Tallen

Förändringarna i den kemiska sammansättningen i fjolårsbarr av tall till följd av de olika behandlingarna visas i fig. 7. Varje punkt i diagrammet är ett medelvärde för fyra träd. Enligt bilaga 1 utgjorde medelfelet på 1954 års värden — om de uppfattades som representerande hela beståndet inom respektive behandling — 0,059 % N, 0,0046 % P, 0,042 % K och 0,037 % Ca. De jämförelser vi är mest intresserade av är emellertid hur de olika behandlingarna förhåller sig inbördes. Då jämför vi hela tiden samma träd, och osäkerheten i siffrorna blir betydligt mindre. Medelfelet på medelvärdet av fyra kvistar inom ett och samma träd utgjorde 0,039 % N, 0,0025 % P, 0,011 % K och 0,019 % Ca.

Vad utgångsläget beträffar, alltså halterna 1950, var tydligen kväve- och fosforhalterna praktiskt taget desamma hos provträden inom de olika försöksleden. Kalium- och kalciumhalterna varierade mera. Kvävegödslingen resulterade i en snabb och kraftig ökning av kvävehalten i tallbarren; redan 1952 började emellertid nedgången, och 1953 (och 1954) ligger kvävehalten inom försöksledet N1 t. o. m. lägre än inom nollytorna. Fosforhalterna förefaller knappast berörda av kvävegödslingen, och även kalium- och kalciumhalterna förändras mycket litet. Man kan dock möjligen spåra en tendens till sänkning av halten av dessa ämnen (resp. utebliven stegring när halten ökar på nollytorna) 1952 för kalium och 1952—1954 för kalcium. Om dessa tendenser

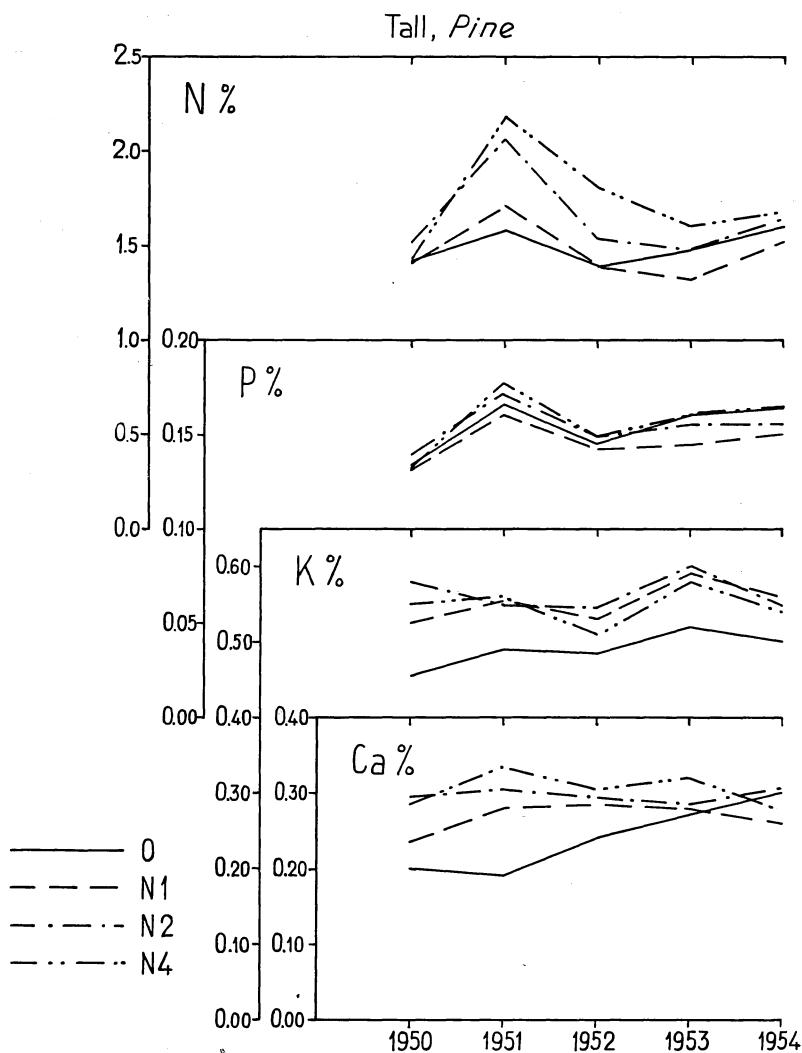


Fig. 7. Halterna av kväve, fosfor, kalium och kalcium i fjolårsbarr av tall (fyra provträd från varje försöksled inom kväveförsöket under åren 1950—1954).

Contents of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium in 1½-year-old needles from four pines in each treatment of the nitrogen experiment during the period 1950—1954.

svarar mot verkliga förändringar i tallbarrens sammansättning är ej fullt säkert, men de stämmer med de förändringar som har ägt rum i granbarrens sammansättning (sid. 33).

Generalproven från de olika parcellerna inom kväveförsöket har huvudsakligen analyserats på kväve; resultaten återges i tab. III och i fig. 8, som visar kvävehaltens beroende av gödslingen under åren närmast efter denna.

En utförligare diskussion av dessa kvävehalter och deras fysiologiska betydelse följer i nästa kapitel, där sambandet mellan barrrens kvävehalt och tillväxten behandlas.

Generalproven av tallbarr från de olika parcellerna inom minusförsöket har analyserats icke endast på kväve, utan även på fosfor, kalium och kalcium (tab. VI). Tyvärr finns det inga analyser av prov tagna före gödslingen, varför man icke vet i vad mån de olika parcellerna kan ha skiljt sig från början.

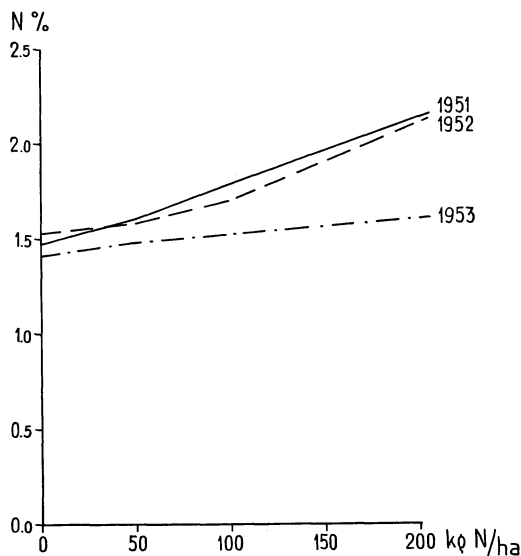


Fig. 8. Variationen i kvävehalten hos fjolårsbarr av tall med kvävegivan (generalprov från de olika försöksparcellerna inom kväveförsöket).

The nitrogen content of 1½-year-old pine needles plotted versus the nitrogen addition (mixed samples from each plot in the nitrogen experiment).

Fjolårsbarrren från tre av de fyra kvävegödslade parcellerna inom minusförsöket visade emellertid betydligt högre kvävehalter än de från nollytan och »N»-ytan. Den fjärde ytan (»CaMgS») låg på ungefär samma nivå som »N». Även årsbarrren analyserades i detta fall, och då förhöll sig »CaMgS» som övriga kvävegödslade försöksled, medan nollytan och »N» låg betydligt lägre i kvävehalter. År 1952 var skillnaden i kvävehalt mellan de olika försöksleden mycket liten, men nollytan och »N» låg fortfarande lägst. Åren 1953 och 1954 kunde inte längre någon effekt av kvävegödslingen spåras i kvävehalterna.

Fosfor- och kaliumhalterna skiljer sig mycket litet mellan olika försöksled i minusförsöket. Fosforhalten varierar i tab. VI mellan 0,144 och 0,170 % P, kaliumhalten mellan 0,51 och 0,68 % K. För bägge ämnena gäller att nollytan och »KP» visade de lägsta halterna år 1951, även om skillnaden mot övriga ytor är liten. Övriga år var det ännu mindre effekt av gödslingen. I fråga om

Tabell VI. Näringsinnehållet i fjolårsbarr av tall och i gröna björklöv från de olika parcellerna inom minusförsöket på Mölnafältet. Alla värden i procent av torrvikten.

Nutrient contents in 1½-year-old pine needles and in green birch leaves from the different plots in the minus experiment at Mölna Field. All values in per cent of dry weight.

Yta Plot No.	Behandling Treatment	Tall Pine				Björk Birch			
		1951	1952	1953	1954	1951	1952	1953	1954
% N									
874: I	»CaMgS».....	1,54	1,51	1,52	1,38	2,60	2,18	2,32	2,26
II	»KP».....	1,72	1,52	1,46	1,34	2,72	2,04	2,26	2,06
III	»OM».....	1,47	1,42	1,48	1,40	2,55	2,02	2,17	2,31
IV	»Mikro».....	1,73	1,49	1,49	1,46	2,78	2,27	2,41	2,64
V	»N».....	1,53	1,41	1,43	1,45	2,23	2,20	2,15	2,22
VI	»Allt».....	1,82	1,44	1,47	1,38	2,92	2,44	2,63	2,20
% P									
I	»CaMgS».....	0,164	0,156	0,164	0,159	0,48	0,32	0,35	0,37
II	»KP».....	0,158	0,162	0,156	0,144	0,24	0,21	0,23	0,28
III	»OM».....	0,160	0,157	0,158	0,154	0,28	0,22	0,27	0,30
IV	»Mikro».....	0,164	0,162	0,156	0,153	0,39	0,34	0,31	0,34
V	»N».....	0,163	0,167	0,154	0,168	0,45	0,33	0,34	0,32
VI	»Allt».....	0,170	0,157	0,163	0,155	0,40	0,34	0,31	0,34
% K									
I	»CaMgS».....	0,64	0,61	0,68	0,63	0,85	0,96	0,82	0,97
II	»KP».....	0,56	0,54	0,55	0,51	0,67	0,69	0,64	0,70
III	»OM».....	0,56	0,59	0,56	0,50	0,60	0,60	0,58	0,68
IV	»Mikro».....	0,60	0,60	0,62	0,56	0,75	0,96	0,69	0,97
V	»N».....	0,62	0,64	0,60	0,62	0,72	0,97	0,67	0,60
VI	»Allt».....	0,59	0,60	0,62	0,60	0,98	1,01	0,77	0,77
% Ca									
I	»CaMgS».....	0,24	0,28	0,20	0,26	0,60	0,44	0,59	0,54
II	»KP».....	0,26	0,34	0,32	0,30	0,93	0,69	0,84	1,02
III	»OM».....	0,23	0,26	0,25	0,28	0,54	0,49	0,56	0,76
IV	»Mikro».....	0,31	0,34	0,28	0,33	0,80	0,86	0,92	0,57
V	»N».....	0,22	0,34	0,25	0,31	1,18	0,76	0,94	1,11
VI	»Allt».....	0,39	0,37	0,35	0,32	0,78	0,63	0,60	0,66

kalcium är variabiliteten större än för fosfor och kalium (0,20—0,37 % Ca), men osäkerheten i bestämningen är också större (se bilaga 1). Hösten 1952 var kalciumhalten emellertid lägst inom nollytan och »CaMgS».

B. Granen

För granens del föreligger liksom för tallen årliga analyser av barr från sexton utvalda provträd, fyra från varje kvävegödslingsled. Delvis har fjolårsbarr och årsbarr analyserats parallellt. Resultaten beträffande fjolårsbarrnen återges i fig. 9. Osäkerheten i de enskilda värdena i fig. 9 torde vara av samma storleksordning som motsvarande för tall i fig. 7; i bilaga 1 redogöres för spridningen mellan och inom granar, och för medelfelen på prov omfattande olika antal träd. I bilagan är det årsbarrrens sammansättning

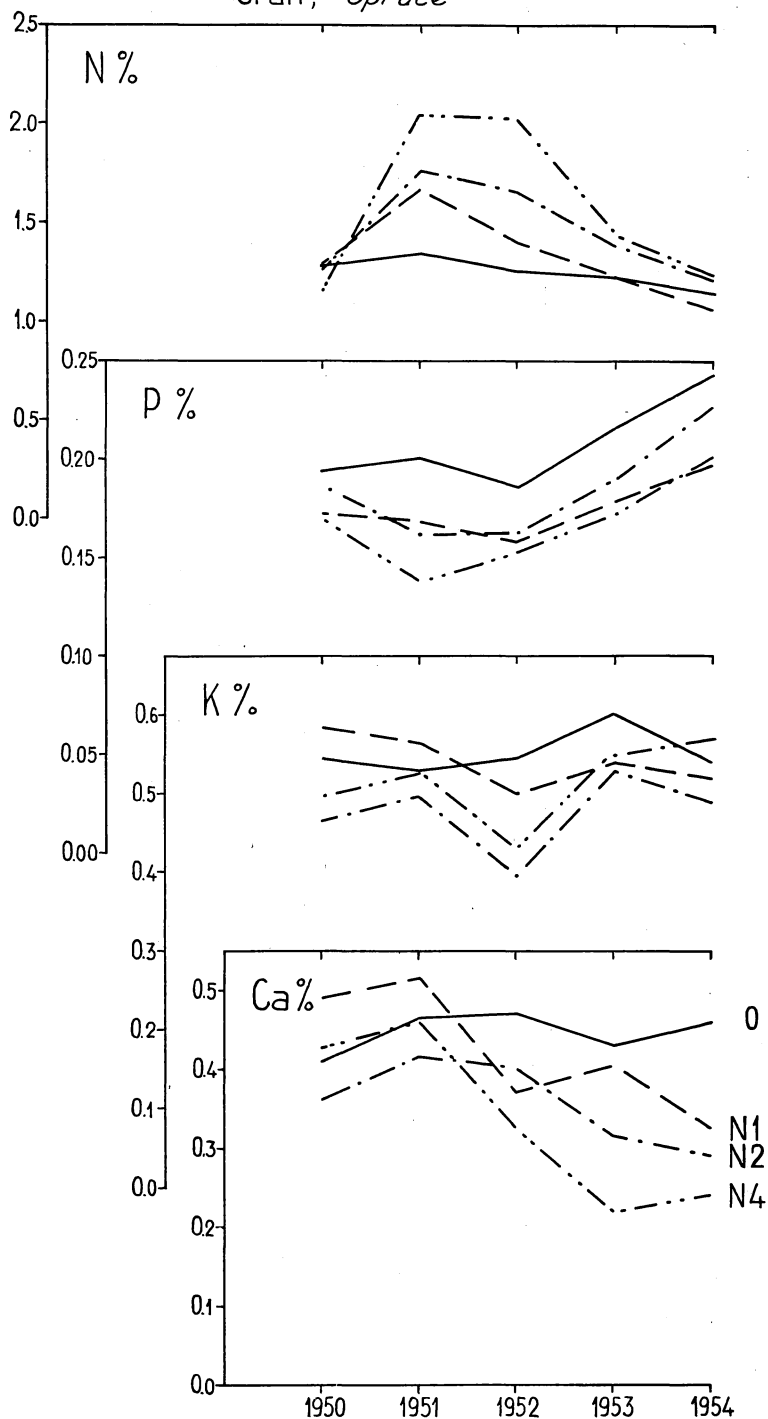


Fig. 9. Halterna av kväve, fosfor, kalium och kalcium i fjolårsbarr av gran (fyra provträd från varje försöksled inom kväveförsöket) under åren 1950—1954. Beteckningar som i fig. 7.

Contents of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium in 1½-year-old needles from four spruces in each treatment of the nitrogen experiment during the period 1950—1954. Legend as in Fig. 7.

som ligger till grund för den statistiska analysen. Sammansättningen hos årsbarr och fjolårsbarr är emellertid mycket väl korrelerad (bilaga 2).

Vid bedömningen av granbarranalyserna får man uppmärksamma, att provträden har varit beskuggade i större eller mindre grad, och att proven således ej är fullt jämförbara med prov från andra håll, där i regel endast exponerade barr insamlats. Vidare torde beskuggningen ha ökat något under försöksperioden, särskilt på de starkt kvävegödslade ytorna.

Fig. 9 visar att provträden inom olika försöksled hösten före gödslingen hade mycket likartade kvävehalter; möjligen var N₄-granarna något kvävefattigare än de övriga. Kvävehalten har sedan hållit sig praktiskt taget konstant på nollytorna, medan den på kväveytorna har genomlöppt ungefär samma utveckling som för tallen. Även här sjunker småningom kvävehalten på N₁-ytorna under den på nollytorna.

Beträffande fosfor, kalium och kalcium skiljde sig halterna en hel del inom de olika försöksleden år 1950. Dessutom tycks gödslingen ha haft en påtaglig inverkan på halterna av dessa tre ämnen, egendomligt nog på olika sätt beträffande vart och ett av dem. Fosforhalten minskade 1951 på de kvävegödslade ytorna, mera ju högre kvävegivan varit. Under 1952 skedde en viss återhämtning, men 1953 och 1954 går fosforkurvorna för olika försöksled nästan parallellt.

Kaliumhalten hösten 1951 förefaller helt opåverkad av gödslingen på våren samma år, men år 1952 var kaliumhalten lägre ju större kvävegivan hade varit. Nedpressningen av kaliumhalterna var dock tillfällig, och redan 1953 hade en avsevärd återhämtning ägt rum. Hösten 1954 var det icke längre någon skillnad i kaliumhalt mellan kvävegödslade och ogödslade parceller.

Kalciumhalterna följde t. o. m. hösten 1952 i princip samma förlopp som kaliumhalterna, men nedgången fortsatte år 1953, åtminstone på N₂- och N₄-ytorna, och någon återhämtning ägde ej rum 1954.

Diskussionen av orsakssammanhangen bakom dessa i förstone rätt egendomliga kurvor torde lämpligen uppskjutas till nästa kapitel, där sammanhangen mellan näringshalter och tillväxt behandlas. Det skall endast påminnas om att tallbarrkurvorna för kalium och kalcium (fig. 7) i princip visar rätt god överensstämmelse med granbarrkurvorna, ehuru variationen i sammansättning är mindre hos tallen.

Från minusförsöket insamlades hösten 1951 som tidigare nämnts granbarrprov från de växtligare granarna inom varje parcell. Resultaten återfinnes i tab. VII. På de insamlade proverna mättes även förhållandet mellan årsskott och fjolårs-skott; även dessa siffror återges i tab. VII. Det bör dock påpekas att en variansanalys har visat att signifikanta skillnader i detta avseende icke föreligger mellan de olika proverna ($0,2 > P > 0,05$). Ett större material, och i synnerhet om förhållandet mellan skotten 1952 och 1950 uppmäts, hade med all sannolikhet gett ett annat resultat.

Tabell VII. Näringsinnehållet i årsbarr och fjolårsbarr av gran oktober 1951 på de olika ytorna inom minusförsöket på Mölnafältet, samt förhållandet mellan årsskottets och fjolårs-skottets längd (på provkvistarna).

Nutrient content of the two last needle issues of spruce, October, 1951, and the length ratio between the youngest and next youngest shoots (of the sampled branches).

Yta Plot No.	Behand- ling Treatment	Näringsinnehåll i % av torrvikten Nutrient Content, % of Dry Weight								Antal provträd Number of Sampled Trees	Förhållandet mellan årsskott och fjölårsskott Ratio between Last Year's Shoot and Next Oldest Shoot
		Barrårgång Needle Issue									
		N		P		K		Ca			
		1950	1951	1950	1951	1950	1951	1950	1951		
874: I	»-CaMgS»	1, 47	1, 60	0, 222	0, 254	0, 71	0, 84	0, 42	0, 24	8	1, 40 ± 0, 13
II	»-KP»...	1, 30	1, 40	0, 145	0, 166	0, 51	0, 65	0, 41	0, 36	8	1, 41 ± 0, 11
III	»Om»...	1, 14	1, 28	0, 178	0, 190	0, 49	0, 65	0, 42	0, 27	11	1, 14 ± 0, 08
IV	»-Mikro».	1, 38	1, 50	0, 210	0, 220	0, 62	0, 83	0, 40	0, 50	10	1, 27 ± 0, 07
V	»-N»...	1, 24	1, 32	0, 232	0, 242	0, 71	0, 86	0, 55	0, 44	8	1, 31 ± 0, 08
VI	»Allt»...	1, 30	1, 41	0, 200	0, 216	0, 59	0, 82	0, 48	0, 35	11	1, 50 ± 0, 11

Gödslingseffekterna på granbarrens näringshalter framträder väl i tabell VII, trots att man kunde befara stora skillnader i den ursprungliga sammansättningen på grund av den varierande beskuggningen. Kvävehalten var lägst på nollytan, och därefter lägst på »-N». Fosfor- och kaliumhalterna var lägst på nollytan och »-KP». Kalciumhalten var högre inom »Allt», »-N» och »-Mikro» än på nollytan och »-CaMgS»; »-KP» hade emellertid samma låga halt. Manganhalten var dessutom högre inom »Allt» än på nollytan (sid. 46), men i detta fall rör det sig endast om en enstaka analys, varför några slutsatser icke kan dras.

Som sammanfattning av resultaten av tall- och granbarranalyserna från både kväveförsöket och minusförsöket kan det sägas att kvävehalterna i barren hos bägge trädslagen reagerar kraftigt och på samma sätt på gödslingen. Beträffande halterna av övriga ämnen tycks känsligheten för olika åtgärder vara avsevärt mycket större hos granen än hos tallen.

C. Björken

Fig. 10 visar resultaten av björkbladanalyser från de 16 provträden. Osäkerheten i provtagningen framgår av bilaga I, liksom ifråga om tall och gran. Liksom beträffande de övriga trädslagen förelåg det inga större skillnader mellan olika försöksled 1950 ifråga om kvävehalterna. Icke heller fosfor- och kaliumhalterna skiljde sig i högre grad; däremot varierade kalciumhalterna mera.

Kvävegödslingen medförde även för björkbladens del en stark ökning av kvävehalten. Ökningen är störst för N₄, medan N₁ och N₂ visade samma kvävehalt år 1951 (N₁ hade dock något högre kvävehalt 1950). År 1954 hade gödslingseffekten praktiskt taget helt försvunnit ifråga om björkbladens

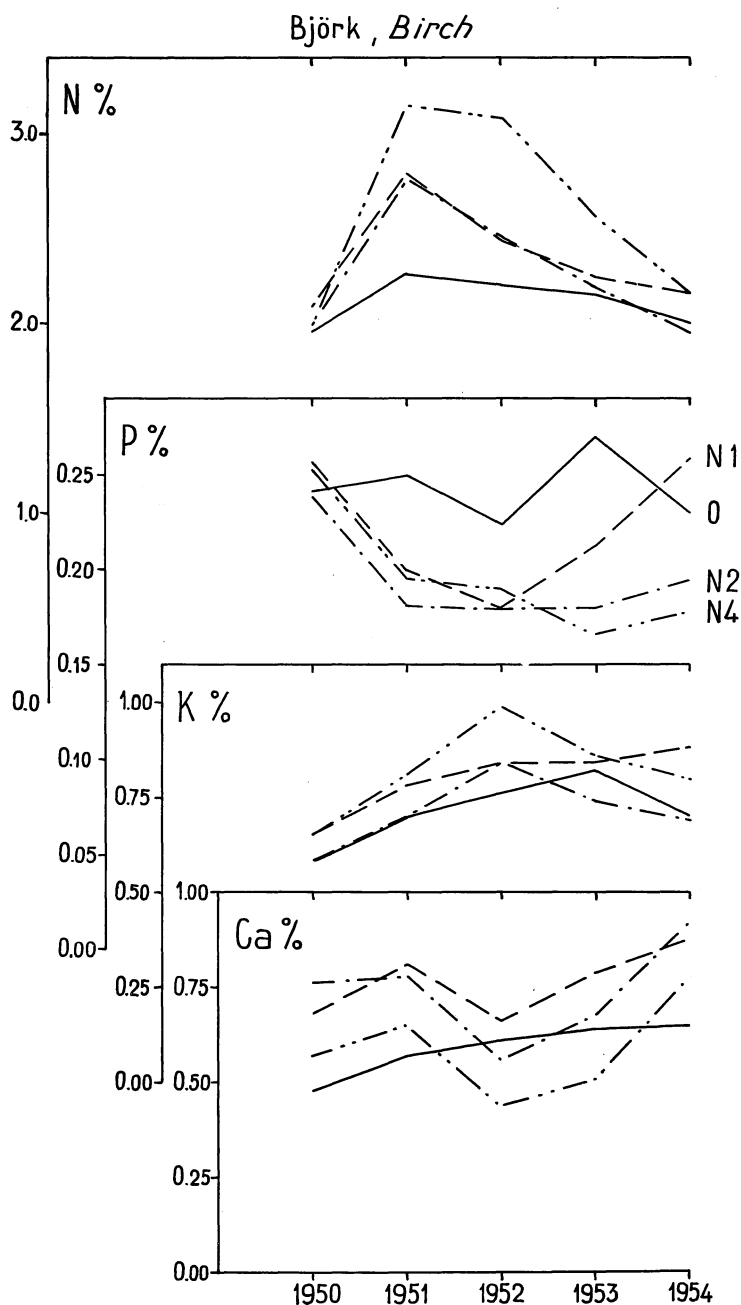


Fig. 10. Halterna av kväve, fosfor, kalium och kalcium i björkblad (fyra provträd från varje försöksled inom kväveförsöket) under åren 1950—1954. Beteckningar som i fig. 7.

Contents of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium in the leaves from four birches in each treatment of the nitrogen experiment during the period 1950—1954. Legend as in Fig. 7.

kvävehalter. N₂-kurvan sjönk detta år under kurvan för ogödslade ytor; hos tall och gran var det N₁-kurvan som slutligen sjönk under nollytekurvan.

Kvävegödslingen medförde redan första sommaren en sänkning av fosforhalterna liksom hos granbarren; effekten var ännu kraftigare och varaktigare

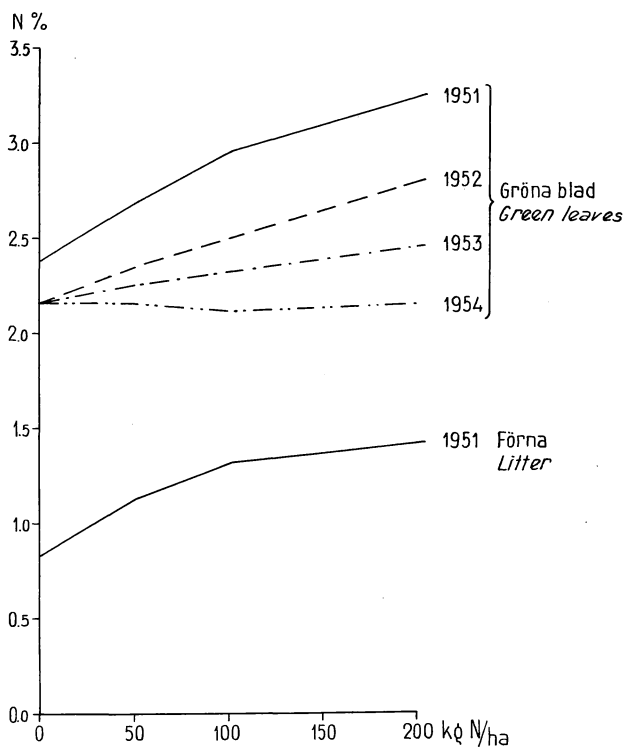


Fig. 11. Variationen i kvävehalten hos björkblad med kvävegivan åren 1951—1954 (generalprov från de olika försöksparcellerna inom kväveförsöket), samt hos björkbladförna hösten 1951.

The nitrogen content of birch leaves during the period 1951 to 1954 plotted versus the nitrogen addition (mixed samples from each plot in the nitrogen experiment), and the nitrogen content of birch leaf litter in 1951.

hos björkbladen. Kaliumhalterna förefaller knappast att alls ha berörts av kvävegödslingen, medan däremot kalciumhalterna på de kvävegödslade parcellerna hade ett minimum åren 1952 och 1953.

Analyserna av generalprov från försöksparcellerna visar i stort sett överensstämmande resultat med dem i fig. 10. På grund av det något större materialet, särskilt om även provträden räknas in i medeltalen för försöksled, blir kurvorna något regelbundnare. Så är fallet i fig. 11, som visar kvävehaltens beroende av kvävegivan i såväl gröna björkblad som i björkbladförna (den

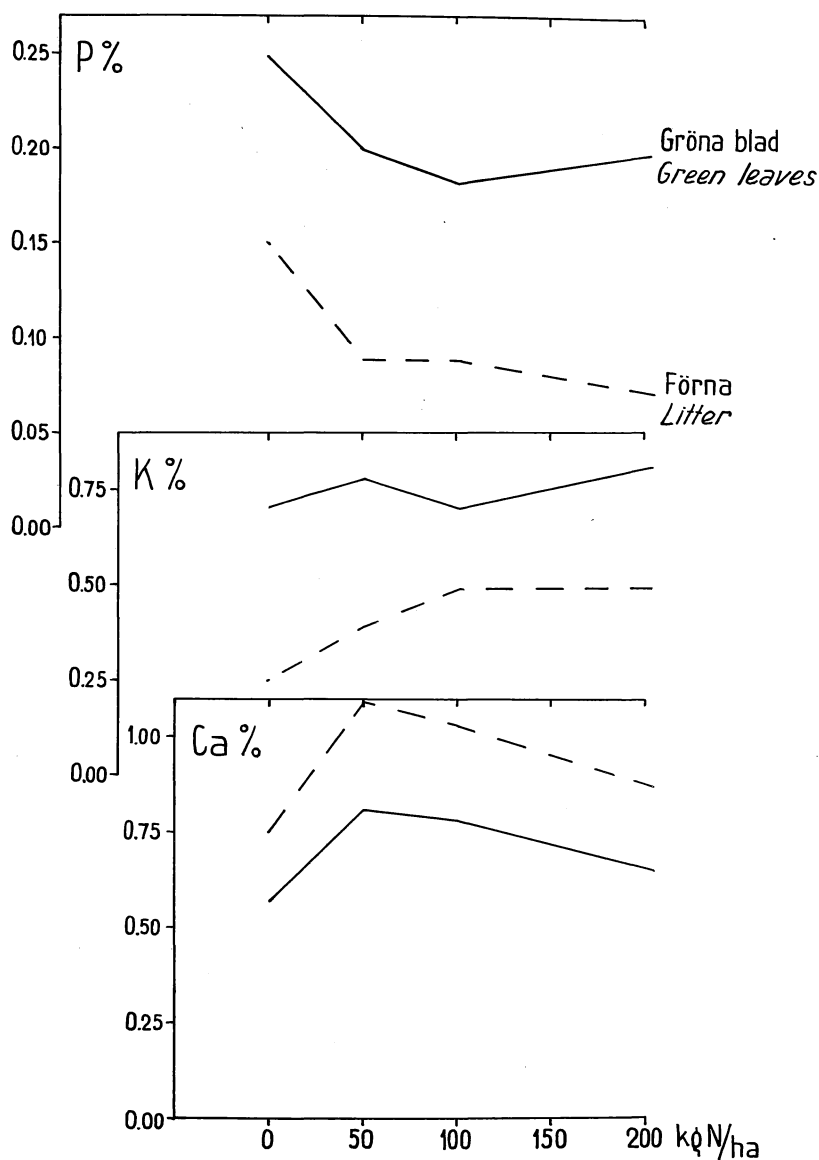


Fig. 12. Halterna av fosfor, kalium och kalcium i gröna björkblad och i björkbladsförna från fyra provträd inom varje försöksled inom kväveförsöket.

The contents of phosphorus, potassium, and calcium in green leaves and in leaf litter, both types collected in 1951 from four birches within each treatment of the nitrogen experiment.

senare insamlad under de 16 provträden). Såväl den successiva avmattningen i kvävereaktionen som sambandet mellan kvävehalten i gröna björkblad och i förnan framgår av fig. 11. Det sistnämnda sambandet kan f. ö. uttryckas med den enkla formeln $(\% N)_{\text{förna}} = 0,61 \cdot (\% N)_{\text{blad}} - 0,50$. Det bör dock

observeras att proven av gröna blad från provträden icke utgör generalprov från de enskilda träden, vilket däremot förnaproven kan sägas göra.

Fig. 12 visar mineralämneshalternas variation med kvävegivan i proven från de enskilda provträden 1951, såväl i gröna blad som i förnan. Det framgår klart att förnans fosfor- och kalciumhalter väl följer de gröna bladens halter. Både förnans och bladens fosforhalter sänktes av gödslingen på våren samma år, medan kalciumhalterna förblev opåverkade. Kaliumhalten i de gröna bladen hade icke heller påverkats, vilket däremot skett med förnans kaliumhalt. Denna varierade på precis samma sätt som kvävehalten. Några undersökningar beträffande orsakssammanhanget härvidlag har icke gjorts, men förefaller icke orimligt att en högre halt av protein och andra kvävehaltiga ämnen i de gulnande bladen skulle medföra att en större del av bladens kaliuminnehåll stannade kvar i förnan.

Liksom för övriga trädslag har generalprov av björkblad analyserats från de olika parcellerna inom minusförsöket (tab. VI). Några av parcellerna (»Ominus» och »-CaMgS») var mycket björkfattiga, varför siffrorna för dessa parcellers del måste betraktas som ganska osäkra.

Det första året efter gödslingen var kvävehalten tämligen hög inom alla parceller utom »-N». Även nollytan visade rätt hög kvävehalt, men siffran för nollytan är som nämnts osäker; nollytorna inom det närbelägna kväveförsöket visade lägre kvävehalter (fig. 11). Åren 1952 och 1953 hade den genomsnittliga kvävehalten sjunkit; högst var den inom parcellerna »Allt» och »-Mikro».

Fosforhalten var alla åren lägst på yta »-KP»; därefter följer nollytan. Även beträffande kalium- och kalciumhalterna föreligger det ett utslag för gödslingen, åtminstone de första åren.

Björkbladens näringshalter förefaller således att vara minst lika känsliga för gödslingsåtgärder som granbarrens.

Det förtjänar i detta sammanhang att nämnas, att docent T. Troedsson (Troedsson 1955) i samband med de här beskrivna försöken gjorde en del undersökningar över hur snabbt tillförda salter försvann ur markprofilen. På en yta gödslad med samma givor som ytan 874: VI (»Allt») kunde några månader efter gödslingen en ökning av markvätskans halt av olika joner spåras ned till omkring en halv meters djup, men efter ytterligare ett halvår hade de tillförda saltmängderna till synes försvunnit. Troedsson anser dock att orsaken härtill snarare var jonutbytet med markkolloiderna än direkt urlakning; den verkliga urlakningshastigheten borde hellre undersökas i annorlunda ordnade försök, t. ex. med högre saltgivor. Det är i varje fall tydligt att träden har haft ganska lång tid (åtminstone våren och sommaren) på sig för att ta upp de till-

förda växtnäringsämnen. När tallbarrens sammansättning ändrats så litet efter mineralgödslingen, jämfört med björkbladens och granbarrens, kan detta knappast skyllas på att tallrötterna icke kommit i kontakt med de tillförda salterna. Orsakerna får i stället sökas hos tallarna själva, eller hos deras mykorrhizor.

Kap. VI. Sambandet mellan tillväxten och assimilationsorganens näringshalt

Tillväxtens beroende av barrens kvävehalt hos tallen

Som framgått av kap. IV. och V. är det endast beträffande tallen som vi har kvantitativa uppgifter på såväl tillväxt (diameter-tillväxt) som kemisk sammansättning hos assimilationsorganen. Om vi vill söka ett kvantitativt samband mellan dessa företeelser hos beståndet på Mölnafältet, får vi således inskränka oss till tallen. Eftersom kvävegödslingen har gett det kraftigaste utslaget ifråga om tillväxten, är det givetvis i första hand diameter-tillväxtens beroende av tallbarrens kvävehalt vi bör studera. Att vi analyserar just barren och icke någon annan del av trädet, beror endast på att man erfarenhetsmässigt har funnit att assimilationsorganens sammansättning, åtminstone hos vedartade växter, brukar vara det bästa uttrycket för växtens inre näringsnivå. I fråga om björk har våra analyser bekräftat denna uppfattning, så till vida som björkveden och även kvistarna skiljt sig mindre ifråga om den kemiska sammansättningen än bladen hos björkar med olika näringstillstånd (opubl. material).

Tidigare undersökningar (Tamm 1955 a) har visat att barrens procentiska sammansättning på sommaren varierar högst betydligt, beroende bl. a. på mer eller mindre tillfällig upplagring av assimilat, men även på transport av växtnäringsämnen till och från barren. Under senhösten och vintern är sammansättningen mera konstant, såväl absolut som procentiskt. Barrprov bör således tas på senhösten eller vintern för att på ett riktigt sätt återspegla trädens inre näringsnivå. Så har också skett i denna undersökning (med undantag för 1950 års prover). Diameter-tillväxten är emellertid intensivast på försommaren (se Andersson 1953). Det förefaller då ur fysiologisk synpunkt naturligtast att söka korrelera diameter-tillväxten under en säsong med kvävehalten i barren hösten innan; denna kvävehalt representerar så att säga utgångsläget för tillväxtsäsongen, eftersom kvävehalten ändras mycket litet i barren från oktober till april (Tamm 1955 a). Föreligger det en positiv korrelation mellan tillväxt och kvävehalt, beräknad på detta sätt, bör det rimligtvis även finnas en korrelation mellan tillväxt och kvävehalt, mätta samma år, eftersom det finns en klar korrelation mellan tillväxten (och även

kvävehalten) hos samma träd från år till år. Sannolikheten är dock stor för att denna korrelation skall bli svagare än den förut nämnda på grund av ändringar i näringsnivån under senare delen av vegetationsperioden, och en ev. avsaknad av korrelation mellan tillväxt och barrhalten samma år kan omöjligt tas till intäkt för uppfattningen att något samband icke existerar. I den föreliggande undersökningen har bägge de nämnda sambanden undersökts i fig. 13 a och b, varvid siffermaterialet i tab. III använts.

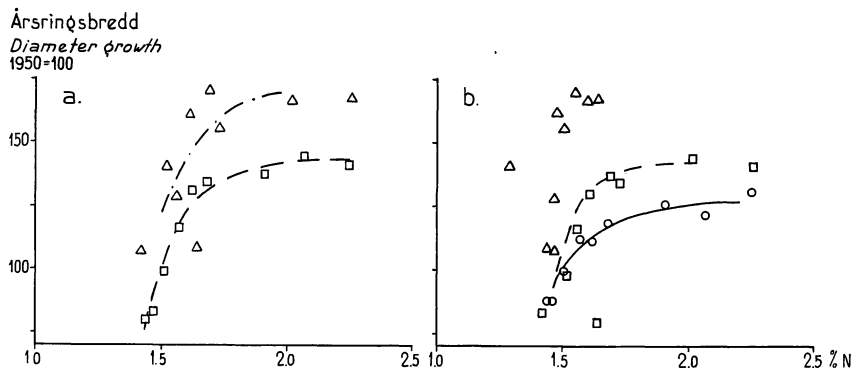


Fig. 13. Sambandet mellan diametertillväxt och kvävehalt i fjolårsbarr hos tall inom kväveförsöket. Data ur tabell III.

Correlation between diameter growth and nitrogen content of 1½-year-old needles in pine in the nitrogen experiment. Data from Table III.

Teckenförklaring Legend

- ——— Tillväxt 1951, ritad mot kvävehalten 1951 (i b).
Growth in 1951, plotted against N content in 1951 (b).
- — — — Tillväxt 1952, ritad mot kvävehalten 1951 (i a) och 1952 (i b).
Growth in 1952, plotted against N content in 1951 (a), and in 1952 (b).
- △ — · — · Tillväxt 1953, ritad mot kvävehalten 1952 (i a) och 1952 (i b).
Growth in 1953, plotted against N content in 1952 (a), and in 1953 (b).

I fig. 13 a betecknar kvadraterna tillväxtsiffrorna för år 1952 inom kväveförsökets olika parceller (inklusive nollytan i minusförsöket) som funktion av kvävehalten i fjolårsbarrren hösten 1951. Trianglarna visar tillväxten år 1953 som funktion av kvävehalten hösten 1952. I fig. 13 b betecknar ringar tillväxten 1951 som funktion av kvävehalten hösten 1951. Kvadrater och trianglar betecknar samma tillväxtsiffror som i fig. 13 a, men som funktioner av kvävehalterna *samma* års höst. Som synes föreligger det klara, ehuru icke lineära, samband mellan tillväxt och kvävehalter överallt, utom för 1953 års tillväxt som funktion av kvävehalten hösten efteråt.

Det råder således icke något tvivel om att tillväxten hos tallarna på försöksytorna under åren närmast efter kvävegödslingen har stått i nära samband med barrrens kvävehalt. Ur kurvornas form kan man dra den viktiga slutsatsen, att den optimala kvävehalten i fjolårsbarr av tall under försöks-

betingelserna låg något över 2 % av torrvikten. Kvävetillförsel till tallar med så höga kvävehalter i fjolårsbarran ökar icke tillväxten, och redan vid kvävehalter omkring 1,75 % blir effekten av en kvävegödsling ganska måttlig. Mycket kraftiga effekter kan däremot väntas om kvävehalten ligger omkring 1,5 % eller lägre.

Då sambanden icke är lineära utan ansluter sig till en starkt krökt regressionslinje finns det ingen anledning att räkna ut korrelationskoefficienten, som är ett tillförlitligt mått på ett sambands styrka endast när det är lineärt. Rör man sig

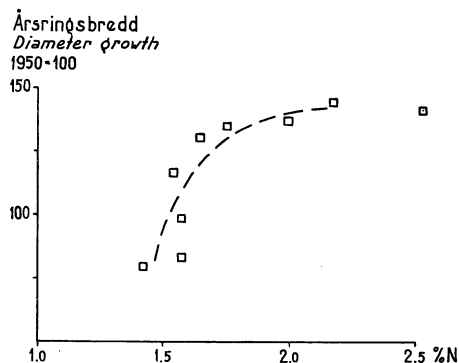


Fig. 14. Sambandet mellan diametertillväxten 1952 och kvävehalt i årsbarran 1951 tall inom kväveförsöket. Jämför fig. 13 a.

Correlation between diameter growth in 1952 and nitrogen content of the current pine needles in 1951 in the nitrogen experiment. Cf. Fig. 13 a.

inom en begränsad del av kurvan, t. ex. under 1,75 % kväve, kan naturligtvis rätt höga korrelationskoefficienter erhållas (Leyton & Armson 1955).

Då det föreligger en stark korrelation mellan sammansättningen av barr av olika ålder men från samma kvist (bilaga II), går det givetvis lika bra att söka sambandet mellan tillväxt och kvävehalten i årsbarr som i fjolårsbarr. Diagrammet fig. 14 visar ett sådant samband, nämligen mellan tillväxten 1952 och kvävehalten i årsbarran hösten 1951. Kurvan liknar ju i hög grad motsvarande kurva i fig. 13 a, och optimala kvävekoncentrationen i årsbarr ligger även i detta fall av allt att döma mellan 2 och 2,5 % kväve.

Tidigare har undersökningar över den optimala kvävehalten hos tall utförts av Mitchell (1934). Han studerade torrsvikt och kvävehalter hos tre månader gamla tallplantor, odlade i sandkultur med olika kvävetillförsel. Hela plantorna analyserades. Mitchell (l. c. fig. 5) erhöll praktiskt taget samma torrsvikt hos plantor som innehöll 2,15 % N som hos dem som innehöll 3,75 %. Vid lägre kvävehalter var torrsvikten väsentligt lägre. Optimum skulle således ligga någonstans mellan 2 och 4 % N, och i varje fall är tillväxtökningen för kvävetillförsel till plantor med halter över 2 % mycket liten.

Ur Björkmans (1942) stora försök med näringstillförsel till sterilt odlade tallplantor på olika substrat kan utläsas (l. c. försök 4), att vid 49 % ljusstyrka erhålles en kraftig torrsviktsökning för kvävetillsats i sådana fall där skottet av en ettårsplanta (utan kvävetillsatsen) innehåller omkring 2,3 % kväve eller därunder.

Vid högre kvävehalter blir det ingen nämnvärd ökning, ofta i stället en minskning. Material från pågående försök vid Skogsforskningsinstitutet torde inom kort kunna ge ytterligare hållpunkter för att bedöma läget av de optimala koncentrationerna av olika näringsämnen i skogsträdsplanter (Ingestad, opubl.).

Det föreliggande jämförelsematerialet rörande tallplantors kväveoptimum stämmer nästan överraskande bra med slutsatserna ur fig. 13 och 14 här, trots att det i det ena fallet är hela plantor eller hela skott som analyserats, i det andra fallet barr från vuxna träd. Något ekologiskt material som talar emot att tallbarrens kväveoptimum ligger mellan 2 och 2,5 % av torrvikten föreligger icke heller, och denna slutsats torde därför lämpligen kunna användas som arbetshypotes i väntan på att fortsatta graderade försök med kvävetillförsel skall bekräfta eller eventuellt modifiera den.

Det måste här understrykas, att om en viss kvävehalt i barren, i detta fall 2—2,5 %, visat sig optimal för diametertillväxten, är det visserligen sannolikt att den även är optimal för massatillväxten, men det är icke bevisat att den även är optimal för höjdtillväxten. På mycket kväverika lokaler blir tallen gärna ful och spärrgrenig. Pågående försök i samarbete med avdelningen för produktionsforskning vid Skogsforskningsinstitutet torde komma att lämna svar på frågan i vad mån diameter- och höjdtillväxt kan reagera olika på tillförsel av olika näringsämnen. Det är också möjligt att väl kväveförsörjda träd eller plantor blir mottagligare för sjukdomar som rotröta eller snöskytte.

Eftersom det kunde visas att tillväxten inom kväveförsöket stod i nära beroende av tallbarrens kvävehalt, ligger det nära till hands att pröva om ett sådant samband möjligen även föreligger inom minusförsöket. I fig. 15 a och b har diagram för sambandet mellan tillväxten under en säsong och barrhalten hösten innan (fig. 15 a) eller hösten efter (fig. 15 b) uppritats. Beteckningarna är desamma som i fig 13 a och b. Det framgår att tillväxten 1952 (kvadrater) även här är beroende av kvävehalten hösten 1951, medan i övrigt intet påtagligt samband framgår. Kurvan för sambandet mellan tillväxten 1952 och kvävehalten 1951 från fig. 13 a har ritats in även i fig. 15 a, och det förefaller som om denna kurva kunde förklara en väsentlig del av tillväxtvariationen år 1952. Tillväxtvariationen 1953 torde däremot huvudsakligen bestämmas av andra faktorer än kvävehalten hösten 1952, vilken för övrigt var nästan densamma inom alla ytor inom minusförsöket. En tendens till positivt samband föreligger mellan tillväxten 1953 och kvävehalten hösten 1951 (ej in-tecknat i figuren), men detta är ju endast vad man kan vänta sig med tanke på Eklunds (1954) påvisande av den starka autokorrelationen i tallens diametertillväxt: ett gott växtår medför en tendens till ökad tillväxt även följande år.

Ur fig. 15 a framgår i varje fall att en stor del av tillväxtutslaget i minusförsöket kan tolkas som en ren kväveeffekt. Samtidigt förefaller det ju som

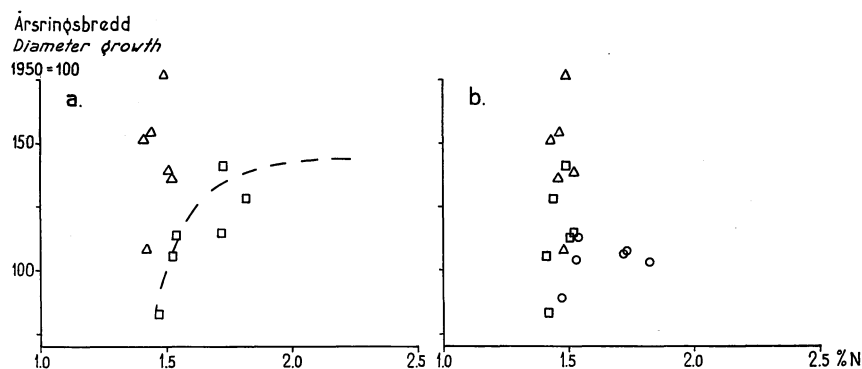


Fig. 15. Sambandet mellan diametertillväxt och kvävehalt i fjolårsbarr hos tall inom försök 874 (minusförsöket). Beteckningar som i fig. 13 a och b. Den in-tecknade kurvan är ritad efter fig. 13 a.

Correlation between diameter growth in 1952 and nitrogen content of 1½-year-old needles in pine in the minus experiment. Legend as in Fig. 13 a and b. The curve in Fig. 15 a is drawn as in Fig. 13 a.

om tillväxstegringen blev större för samtidig tillförsel av mineralämnen (särskilt på »Mikro», där spårämnesförgiftning är utesluten) och kväve än för enbart samma kvantitet kväve (se fig. 6). Direkt brist på mineralämnen är givetvis tänkbar (se vidare nedan). Man kan också tänka sig att mineralämnestillförsel stimulerar markens mikroorganismer på ett för träden gynnsamt sätt; den stadigt uppåtgående tillväxtkurvan på ytan »N» (fig. 6 c) kan möjligen tydas i sådan riktning.

En nära till hands liggande tolkning av mineralämnenas effekt på tillväxten är emellertid antagandet om en mer eller mindre tillfällig förbättring av kvävetillgången i marken genom jonbyteseffekter. De tillförda katjonerna kan förtränga ammoniumjoner adsorberade till markkolloider, varefter ammoniumjonerna lättare tas upp av rötter eller mykorrhiza. För denna hypotes talar några resultat från ett av de nyaste försöken på Mölna-fältet. En yta fick där våren 1953 en kraftig gipsgiva. Detta medförde en svag ökning av kvävehalten 1953 hos björkbladen, jämfört med året innan, medan kvävehalten höll sig konstant på nollytorna liksom även på en kalkad yta (Tamm 1955 b). Dessutom ökade manganhalten på gipsytan från 0,33 % Mn till 0,46 %, men höll sig nästan oförändrad på nollytorna och kalkytan. Särskilt beträffande den ökade manganupptagningen är väl den rimligaste förklaringen just ökad manganhalt i markvätskan på grund av jonbyte.

Tillväxtens beroende av kvävehalten i assimilationsorganen hos gran och björk

För gran och björk inom Mölnaförsöken saknar vi tills vidare kvantitativa uppgifter om tillväxten, medan vi har uppgifter om hur kvävehalterna utvecklade sig efter gödslingen. Då antalet individ av dessa trädslag inom varje parcell var så mycket mindre än av tall, ansåg jag det vid revisionen sommaren

1954 icke sannolikt att några säkra resultat skulle kunna uppnås genom mätning av borkrånor på dessa trädslag; det bör ihågkommas att de synliga resultaten av gödslingen hela tiden har varit små. Vid en kommande revision torde det dock vara lämpligt att även mäta diametertillväxten på björk och på de större granarna; på de mindre granarna skulle sannolikt en toppskottsmätning ge resultat av intresse. I väntan på dessa data får vi inskränka oss till att konstatera, att tillväxten hos gran och björk otvivelaktigt ökat efter kvävegödslingen, framför allt på N2- och N4-parcellerna. Kvävehalten i björkbladen på N4-ytorerna var 1951 i genomsnitt 3,2 % (fig. 11); fjolårsbarr av gran innehöll samtidigt något över 2 % kväve på samma ytor (fig. 9). Tallen befann sig ju enligt vad som ovan sagts vid denna tidpunkt nära sin optimala kväveförsörjning på dessa ytor. Eftersom björken och granen allmänt anses mera krävande än tallen på bl. a. kvävenäring, är det knappast troligt att kväveoptimum för dessa bägge trädslag skall ligga under de ovan angivna värden resp. 3,2 och 2 % av torrvikten. Däremot är det givetvis mycket väl tänkbart att de optimala koncentrationerna ligger högre.

Tillväxtens beroende av halten av mineralämnena i assimilationsorganen hos tall, gran och björk

Principiellt är det givetvis icke endast växtens inre kvävenivå som har betydelse för tillväxten; nivån av de olika mineralnäringsämnen är givetvis också viktig. På Mölnafältet föreligger det emellertid en tydlig kvävebrist, och enligt moderna formuleringar av den gamla »minimilagen» (Mitscherlich; se Romell 1924, Lundegårdh 1949) kommer då kvävenivån att utöva ett mycket starkare inflytande på tillväxten än nivån av sådana näringsämnen som det råder mindre stark brist på. Enligt författarens uppfattning är det därför ganska ofruktbart att söka få fram samband mellan tillväxten och halterna av olika mineralämnena i varje fall på de parceller som icke eller endast svagt kvävegödslats. Får man fram sådana korrelationer, är det dessutom långtifrån säkert att de innebär direkta kausalsamband. Mycket arbete har nedlagts av Leyton (1954) på att finna sådana korrelationer mellan halterna av olika mineralämnena och tillväxten hos individuella träd inom kvävefattiga försöksområden. Leyton kommer också icke oväntat till slutsatsen, att mineralämneshalten i barren icke står i något enkelt förhållande till näringshalten i marken, och blir därför benägen att förneka bladanalysens möjligheter, »möjligen med undantag för de ämnen som direkt begränsar tillväxten». Det är just detta »undantag» till vilket det största ekologiska intresset knyter sig, i varje fall i skogliga sammanhang. Kan vi endast ta reda på vilka näringsämnen som det råder klar brist på på olika lokaler, är detta ett resultat av största betydelse. Lundegårdh (1945) har med skärpa påpekat, att vid stark

brist på något enstaka näringsämne kan man ur bladhalterna icke dra några säkra slutsatser om tillgången på övriga näringsämnen.

Vårt arbete har därför inriktats på att i första hand finna de blad- och barrhalter vid vilka brist på olika näringsämnen uppträder. Kriteriet på att brist föreligger är att tillväxten ökar starkt vid tillförsel av ämnet i fråga i för växten upptagbar form; en ökning som icke kan åstadkommas med tillförsel av andra näringsämnen. Bristen kan vara förenad med synliga sjukdomssymptom (Tamm & Ingestad 1955). Brist på ett eller flera näringsämnen i naturen fastställs bäst genom minusförsök. Mera komplicerade samspelseffekter mellan olika näringsämnen undersökes däremot lättare i kulturförsök av olika

Tabell VIII. Preliminära värden på »bristnivåerna» för några olika växtnäringsämnen i björkblad och tall- och granbarr. Alla prover (utom från nr 5) har insamlats av förf. från ogödslade jämförelse-tytor på lokaler där gödslingsförsök har visat klar brist på ämnet ifråga. Värdena i procent av torrvikten. Preliminary "deficiency levels" for some plant nutrients (in per cent dry weight) in leaves of birch and needles of pine and spruce. The samples were collected from control plots in habitats, where fertilizer experiments showed clear deficiency in the element in question.

Nr No.	Ele- ment	Lokal Locality	Näringshalten i Nutrient Contents in				
			Björk Gröna blad Birch Green Leaves	Tall Pine		Gran Spruce	
				Årsbarr Current Needles	Fjölårsbarr 1½-year-old Needles	Årsbarr Current Needles	Fjölårsbarr 1½-year-old Needles
1	N	Kulbäcksliden, Väster- botten	—	I, 1	I, 2	I, 0	I, 1
2		Kulbäcksliden, Väster- botten	I, 8—2, 1	—	I, 2—I, 3	0, 8—I, 0	0, 8—I, 0
3		Mölna, Småland (Expt. 873)	2, 2—2, 4	I, 4—I, 6	I, 4—I, 6	I, 2—I, 3	I, 3
4		Mölna, Småland (Expt. 872)	2, 0—2, 2	—	I, 3—I, 4	—	0, 8
5		Haraldslunds Plantage, Jylland, Danmark	—	—	—	0, 8—I, 2	0, 8—I, 0
6	P	Flakatjälmyren, Väster- botten	—	0, 10	0, 08	—	—
7		Elingshems myr, Gotland	0, 08—0, 09	—	0, 10—0, 12	0, 07	0, 06
8		Mörhults mosse, Småland	0, 10	—	0, 08	—	—
9		Skinnskatteberg, Väst- manland	—	0, 09	0, 08	0, 08	0, 06
10	K	Kyrkebymossen, Film, Uppland	0, 29—0, 34	—	0, 25—0, 31	0, 20—0, 30	0, 17
11		Herrgårdsmossen, Salsta, Uppland	0, 31—0, 34	—	0, 27—0, 29	0, 15—0, 26	0, 18—0, 21
12	Mn	Stenstu, Levide, Gotland	—	—	—	0, 0004	0, 0007

Försöken har följande upphovsmän:

The experiments were laid out by: H. Hesselman (1, cf. Malmström 1949), T. Ingestad (12), C. Malmström (9, 11), L.-G. Romell (2, 6, 7), C. O. Tamm (3, 4, 8, 10), and G. West-Nielsen & E. B. Oksbjerg (5).

slag, där ett stort antal kombinationer av koncentrationer av de olika näringsämnena kan prövas samtidigt (Ingestad, manuskript). Ett sammandrag av bladanalyser från lokaler med utpräglad näringsbrist återges i tab. VIII (jfr Tamm 1954).

En jämförelse mellan mineralnäringshalterna i blad och barr från försöksytorna på Mölnafältet med värdena i tab. VIII visar för fosfors del följande: Fosforhalterna i granbarr (tab. VII) och björkblad (tab. VI) är på de flesta ytor omkring dubbelt så höga som i tab. VIII (resp. 0,06—0,07 och omkring 0,10). Även på starkt kvävegödslade ytor är fosforhalterna höga (fig. 9 och 10). När det gäller tallbarr är skillnaden mellan Mölna-barren och barren från fosforbristlokalerna ej fullt så stora, men det förefaller som om fosforhalten varierade inom mycket snäva gränser i tallbarr från naturliga bestånd, och halter högre än 0,18 % P (de högsta som förekommer på Mölnafältet) har hittills ej påträffats i Skogsforskningsinstitutets material. Aaltonens (1950) högsta värde är 0,19 % P i årsbarr av tall; hans lägsta är 0,14.

Det finns således ingenting som tyder på att specifik fosforbrist skulle föreligga på Mölnafältet, varken på fältet i allmänhet eller på de ytor där kvävebristen tillfälligt mer eller mindre upphävs genom gödslingen.

Beträffande kaliumvärdena på Mölnafältet ligger de också betydligt över bristhalterna enligt tabell VIII, ofta dubbelt så högt. Icke heller specifik kaliumbrist är således sannolik på Mölnafältet.

Beträffande övriga mineralnäringsämnen är det endast manganbristnivån vi känner genom fältförsök (Ingestad, opubl.). Årsbarr av gran innehöll 0,16 % Mn på ytan »Allt» år 1951, och sådana från »0_{minus}» 0,11 %. Dessa värden är flera hundra gånger bristnivåerna enligt tabell VIII.

Något som tyder på brist på något annat mineralämne än fosfor, kalium eller mangan på Mölnafältet finnes icke i försöksresultaten från minusförsöket, och icke heller har jämförelsen med bristnivåerna i växthus- och vattenkultur-försök (Ingestad, manuskript) givit anledning att förmoda någon sådan brist. Av allt att döma är ingen speciell mineralnäringsfaktor tillväxtbegränsande faktor för tallarna på Mölnafältet. Icke ens när det gäller de starkt kvävegödslade ytorna torde näringstillgången begränsa tillväxten, även om samtidig knapphet på flera mineralnäringsämnen kan spela in. Olika klimatfaktorer och den därmed sammanhängande vattentillgången i marken torde betyda mera för de variationer i tillväxten som förekommer. Tillväxten kan också i större eller mindre grad begränsas av faktorer inom träden, antingen ingående i deras genetiska utrustning eller förvärvade under deras tidigare utveckling.

De fortsatta försöken på Mölnafältet torde komma att ge vidare upplysningar speciellt beträffande frågan om mineralgödsling ytterligare höjer tillväxten vid god kvävetillgång.

Tillväxtens inverkan på assimilationsorganens näringshalter

Vi har ovan diskuterat i vad mån tillväxten påverkas av växtens inre näringsnivå. Det bör emellertid ej glömmas bort att denna inre näringsnivå i sin tur är en funktion icke blott av näringstillgången i marken, utan även av tillväxten. En hel del av de effekter som uppträdde särskilt i diagrammen fig. 9 och 10, och som i korthet omnämndes i kap. V, torde kunna förklaras på detta sätt.

I såväl fig. 9 som 10 uppträder en nedgång i kalciumhalterna på de kvävegödslade ytorna det andra året efter gödslingen. En motsvarande företeelse finns även i fig. 7, där nollytornas kalciumhalt stiger, men de kvävegödslade ytornas kalciumhalt är praktiskt taget konstant. Hos gran och tall (fig. 9 och 7) fortsätter denna utveckling både tredje och fjärde året efter gödslingen; hos björk tycks det vara frågan om ett övergående fenomen. Hos gran (fig. 9), möjligen även hos tall (fig. 7) uppträder dessutom ett övergående minimum i kaliumhalt andra och tredje sommaren efter kvävegödslingen. Dessa effekter förklaras enklast som utspädningseffekter (jfr Lundegårdh 1945), på grund av att barr- och bladmassan har ökat på de kvävegödslade parcellerna, medan upptagningen ur marken, särskilt beträffande kalcium ej ökat i samma grad. Den kraftigaste tillväxtreaktionen vad diametertillväxten beträffar kom ju först andra sommaren efter gödslingen. Eftersom skott och barr anläggs vegetationsperioden innan de växer ut, har antagligen trädkronorna ej kunnat öka sin barr- eller bladmassa i större omfattning första sommaren; en viss förskjutning mellan diametertillväxtreaktion och skotttillväxtreaktion har ju f. ö. observerats även när klimatet har varit den utlösande faktorn (Hesselman 1904 a och b). Skulle samma samband gälla här skulle den kraftigaste ökningen i barrmassa uppträda den tredje (möjligen andra) sommaren efter gödslingen. Det möter i varje fall inga större svårigheter att förklara nedgången i kalcium- och även kaliumhalter i fig. 7, 9 och 10 som utspädningseffekter.

Även fosforhalterna visade hos gran och björk (fig. 9 och 10) en tydlig nedgång efter kvävegödslingen. Denna nedgång inträffade redan första sommaren efter gödslingen, och fosfornivåerna på de gödslade ytorna höll sig sedan något under nivån på nollytan under hela försöksperioden. Om nedgången i kalcium- och kaliumhalter den andra sommaren efter kvävegödslingen skall förklaras med en utspädningseffekt på grund av ökad växtmassa, är det tydligt att samma förklaring icke kan tillämpas på nedgången i fosforhalter ett år tidigare, då av allt att döma ökningen i växtmassa var ganska obetydlig. Fenomenet påminner i stället mycket om jonantagonism. Å andra sidan borde en antagonism upphöra, när nitrationserna försvunnit ur markvätskan, vilket antagligen inträffade ganska snart efter gödslingen. Det förefaller därför mera sannolikt att antagonismen är skenbar, och att den verkliga förklaringen ligger på annat håll. Man kan t. ex. tänka sig att en kvävetillsats till det på tillgängligt kväve fattiga humuslagret på Mölna stimulerade mikroorganismlivet, och att därvid mycket av den tillgängliga fosfor förbrukades.

Även kvävehalterna påverkas givetvis av tillväxten, på samma gång som de inverkar på denna. Att kvävehalterna i *björkbladen* relativt snabbt sjunker efter gödslingen (fig. 10) kan givetvis förklaras med att en avsevärd del av det upptagna kvävet åter avges i form av förna. Men hos *barrträden* är de omedelbara kväveförlusterna i form av förna betydligt mindre, och nedgången i barrrens kvävehalter beror antagligen till stor del på att det »extra» kvävet med tiden fördelas på en allt större växtmassa. Hos både barrträd och björk sker det dessutom givetvis kväveförluster genom ved- och barkbildning m. m.

Ett fenomen av särskilt intresse i detta sammanhang uppträder på fig. 7 och fig. 9. Kvävehalterna hos tall- och granbarr från provträd gödslade med den lägsta kvävegivan sjunker med tiden under halterna hos nollytornas provträd. Det kan tolkas så att det tillförda kvävet har orsakat en så kraftig ökning av växtmassan, att en akut kvävebrist inträder, när det tillförda kvävet förbrukats. Träden har så att säga blivit inställda på en högre kvävenäringsnivå än som svarar mot markens förmåga att leverera kvävenäring. Om denna förklaring är riktig, påminner den starkt om de egendomliga gödslingseffekter som Steenbjerg har diskuterat (1951, 1954). Han har funnit att näringshalten i växten ofta sjunker, när ett näringsämne som det råder stark brist på tillföres. Förklaringen är att tillväxten ökar snabbare än upptagningen. Carles' omsorgsfulla undersökning (1954) av kvävehushållningen hos veteplantor visar att en tillväxtökande kvävetillsats kan sänka den slutliga kvävehalten hos vissa organ, samtidigt som halten stiger i andra organ.

Några slutsatser rörande bladanalysens användbarhet på skogsträd

De här diskuterade resultaten ger anledning till några slutsatser beträffande användningen av bladanalys i skogliga sammanhang.

1) Näringshalten i blad eller barr av ett träd står i intimt samband med trädets tillväxt, och det är ofta nödvändigt att bestämma tidskurvor för både näringshalter och tillväxt, som har skett i denna undersökning. Om så sker och provn för kemisk analys insamlas på ett noga standardiserat sätt, torde risken för missvisande resultat på grund av det Steenbjergska fenomenet vara ganska liten. Det bör dessutom påpekas att detta fenomen gör sig mest gällande när man *förändrar* miljöbetingelserna, alltså t. ex. vid gödsling, och att det sannolikt icke betyder så mycket vid provtagning i naturliga bestånd, som står i en mer eller mindre god jämvikt med sin omgivning. Vid utväljandet av det organ som skall analyseras har man också vissa möjligheter att undgå den Steenbjergska effekten genom ett lämpligt val.

2) Ett positivt samband mellan tillväxten och halten av ett visst näringsämne kan väntas i första hand där detta näringsämne begränsar tillväxten. En förutsättning för att sambandet skall påträffas är också att halterna av det ämne man studerar varierar inom tillräckligt vida gränser. Regressions-

linjen kan vara rak eller krökt; det senare bör vara fallet om man även har med optimala och överoptimala näringshalter i materialet.

3) Om tillförseln av ett näringsämne ändras, kan ändringar i halterna av andra näringsämnen uppstå, antingen genom direkt växelverkan mellan ämnena (t. ex. jonantagonism), eller genom påverkan på tillväxten. Resultatet kan bli såväl positiva som negativa samband mellan tillväxten och halten av det ena eller andra näringsämnet. Ur enbart en korrelation mellan tillväxt och näringshalt får man följaktligen icke dra några slutsatser om orsakssammanhangen. Ytterligare ett skäl till försiktighet vid användningen av korrelationskoefficienter i detta sammanhang är att de ger ett ofullständigt mått på styrkan av icke-lineära samband.

4) Enligt författarens uppfattning utnyttjas bladanalysmetoden bättre om man först inriktar sig på att fastställa *bristnivåerna* för olika organ i blad och barr insamlade under standardiserade betingelser. Det är icke troligt att dessa nivåer kan uppfattas som oföränderliga naturkonstanter, men för flertalet näringsämnen kan säkerligen vissa koncentrationsområden fastställas inom vilka brist uppträder. I vissa fall kan det tänkas att man icke bör bestämma totalhalten av ett ämne i växtorganet utan hellre en viss fraktion; det förekommer nämligen att näringsämnen kan förekomma i mer eller mindre olöslig form i växten (t. ex. järnfosfat).

5) När man väl vet bristnivån för ett ämne i blad eller barr, kan man uppsöka en lokal där träden har denna halt och där anordna försök med stigande tillförsel av ämnet ifråga, som här skett med kväve. På så sätt kan man få en kurva för *sambandet mellan tillväxt och näringshalt inom det område som är av ekologiskt intresse*. Även om det skulle visa sig att den optimala näringskoncentrationen i viss mån ändrar sig med ytterbetingelserna, skulle det säkert gå att få reda på om en viss näringshalt svarar mot en mer eller mindre stark näringsbrist, mot en nära nog optimal näringsförsörjning, eller mot överoptimal försörjning.

6) Även utan att göra några speciella antaganden, om hur kurvan för tillväxtens beroende av näringshalten ser ut, kan man ha stor nytta av bladanalyssiffror i undersökningar där *även tillväxten mätes* eller i varje fall kontrolleras på något sätt. Vid skogsforskningsinstitutet har sålunda planerats en undersökning av kväveförsörjningen hos unga kulturer på bränd eller obränd mark i Norrland. En annan undersökning skulle gälla eventuella skillnader i näringsförsörjning i gallrade och ogallrade bestånd.

Kap. VII. Sammanfattning

Våren 1951 utlades på Mölna försöksfält nära Vaggeryd i Småland två gödslingsförsök i ett då 30-årigt tallbestånd med en viss inblandning av björk och gran. I det ena försöket tillfördes kväve i form av ammoniumnitrat i tre

olika givor. Det andra försöket var ett så kallat minusförsök, där en yta erhöll en fullständig gödsling med såväl ammoniumnitrat som mineralnäringsämnen, medan övriga ytor fick alla dessa ämnen med undantag för något eller några.

Årsringsbredden hos tallarna har uppmätts på borrhärdar uttagna sommaren 1954. Kvävetillförseln ökade diametertillväxten kraftigt under åren 1951, 1952 och 1953; ökningen var maximalt omkring 65 % av tillväxten på noll-ytorna (härskande tallar år 1952). Tillväxtreaktionens beroende av gödselgivan följer en från åkerbruket och växtfysiologien väl känd exponentialfunktion. De mer eller mindre undertryckta tallarna har reagerat kraftigare på kvävetillförseln än de härskande tallarna; d. v. s. de led före gödslingen svårare brist på kväve. För de härskande trädens del föreföll den högsta ammoniumnitratgivan (200 kg N/ha) att ge nära nog optimal tillväxt under åren närmast efter gödslingen. Den relativa effekten av kvävegödslingen var starkast andra sommaren efter gödslingen.

Gran och björk har också reagerat positivt på kvävegödslingen, men på grund av deras något ojämna förekomst och tillstånd på försöksytorna har tills vidare inga tillväxtmätningar gjorts på dessa trädslag.

Resultaten av minusförsöket är mera oklara än dem av ammoniumnitratgödslingen, delvis beroende på att den använda spårämnesgivan tycks ha haft en viss giftverkan. En stor del av tillväxtutslaget i minusförsöket beror emellertid på kvävet; det är tänkbart att det dessutom finns en viss tillväxt-effekt av tillförseln av vissa mineralämnen.

Kvävehalten i barr av tall och gran samt i björkblad ökade starkt efter gödslingen, men under tredje och fjärde sommaren efter behandlingen ebbade denna effekt ut, samtidigt som en nedgång i halten av kalcium och delvis även kalium kunde sättas i samband med att trädens barr- resp. bladmassa ökade.

Ur barranalyssiffrorna och årsringsdata har diagram sammanställts över hur tallens diametertillväxt varierar med barrrens kvävehalter. Det förefaller som om den fysiologiskt optimala kvävehalten hos väl exponerade års- eller fjolårsbarr av tall skördade på senhösten ligger mellan 2 och 2,5 procent av torrvikten. Motsvarande optimala kvävehalter i gran och björk är ej direkt bestämda, men under den sannolika förutsättningen att dessa trädslag ej har mindre anspråk på kvävetillgången än tallen bör optimum ej ligga under ca 2 % kväve i fjolårsbarr av gran och ej under 3,2 % i gröna björkblad.

Allmängiltigheten av dessa siffror är ej känd, men i väntan på fortsatta försök torde man som arbetshypotes kunna använda åtminstone siffran 2—2,5 % kväve i tallbarr som mått på tallens kväveoptimum. Givetvis måste man hålla isär vad som är fysiologiskt optimum (= ger den högsta torrsubstansproduk-

tionen i kortsiktiga försök) och vad som på lång sikt är önskvärt ur biologisk och skoglig synpunkt.

Sambanden mellan tillväxt och inre näringsnivå diskuteras på grundval dels av resultaten från Mölna-försöken, dels av de »näringsbristnivåer» som kunnat fastställas vid ekologiska gödslingsförsök på andra lokaler. Till slut drages vissa slutsatser om hur bladanalysmetoden enligt författarens uppfattning bör användas i studiet av skogens näringshushållning.

I tre bilagor redogöres för resultaten av några undersökningar som till större eller mindre del bygger på prover från försöksytorna på Mölna-fältet, men som eljest är relativt fristående.

Bilaga I behandlar variationen i blad- eller barrsammansättning av prov tagna från skilda men i övrigt likartade grenar från samma eller olika träd. Materialet är hämtat från de 48 individuella provträden på Mölnafältet.

Bilaga II behandlar sammansättningen hos årsbarr och fjolårsbarr från samma grenar. I regel är det ett mycket nära samband mellan halterna av samma ämne i barr av olika ålder, hos tall såväl som hos gran. Materialet är delvis hämtat från försöksfältet, delvis från andra håll; en viss uppfattning om variationsbredden för halterna av de olika ämnena i barren erhålles härigenom på köpet.

Bilaga III behandlar skillnaderna i kemisk sammansättning hos blad av vårtbjörk och glasbjörk från samma lokaler. Flertalet prov har tagits på Mölna-fältet, men en provserie härstammar från en björkföryngring på en dikad myr i Västerbotten och en annan från ett blandbestånd på morän i Roslagen.

Litteraturförteckning

- Aaltonen, V. T., 1950: Die Blattanalyse als Bonitierungsgrundlage des Waldbodens. — Comm. Inst. Forest. Fenn. 37 (8):1—41.
- Andersson, S. O., 1953: Om tidpunkten för den årliga diametertillväxtens avslutande hos tall och gran. (Summary in English.) — Medd. Statens Skogsforskn. Inst. 43 (5):1—27.
- Björkman, E., 1941: Mykorrhizas utbildning och frekvens hos skogsträd på askgödslade och ogödslade delar av dikad myr. (Summary in German) — Medd. Statens Skogsforskn. inst. 32:255—296.
- 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. — Symb. Bot. Upsal. 6. No. 2.
- Bonnier, G., & Tedin, O., 1940: Biologisk variationsanalys. — Stockholm.
- Carles, J., 1954: La physiologie normale du blé. — Analyse des Plantes et Problèmes des Engrais minéraux. VIII^e Congrès International de Botanique. I.R.H.O. p. 101—110. Paris.
- Dixon, W., & Massey, F. J., 1951: Introduction to statistical analysis. — New York.
- Eklund, B., 1949: Skogsforskningsinstitutets årsringsmätningsmaskiner. Deras tillkomst, konstruktion och användning. (Summary in English) — Medd. Statens Skogsforskn. Inst. 38 (5):1—77.
- 1954: Årsringsbreddens klimatiskt betingade variation hos tall och gran inom norra Sverige åren 1900—1944. (Summary in English.) — Medd. Statens skogsforskn. inst. 44 (8):1—150.

- Hesselman, H., 1904 a: Om tallens höjdtillväxt och skottbildning somrarna 1900—1903. (Summary in German) — Medd. Statens skogsforsöksanst. 1:23—43.
- 1904 b: Om tallens diameter tillväxt under de sista tio åren. (Summary in German) — Medd. Statens skogsforsöksanst. 1:45—53.
- 1937: Om humustäckets beroende av beståndets ålder och sammansättning i den nordiska granskogen av blåbärsrik *Vaccinium*-typ och dess inverkan på skogens förnygring och tillväxt. (Summary in German.) — Medd. Statens skogsforsöksanst. 30:529—715.
- Holmbäck, B., & Malmström, C., 1947: Några markförbättringsförsök på nordsvenska tallhedar. (Summary in English.) — Medd. Statens skogsforskn. inst. 36 (6):1—oo.
- Holmsgaard, E., 1955: Årringanalyser af danske skovtræer. (Summary in English.) — Det forstl. Forsøgsvæsen i Danmark. 22 (1):1—246.
- Leyton, L., 1954 a: The growth and mineral nutrition of spruce and pine in heathland plantations. — Imp. For. Inst. Paper No. 31:1—109. Oxford.
- 1954 b: Phosphate interference in the flame-photometric determination of calcium. — Analyst 79 No. 941:497—500.
- & Armson, K. A., 1955: Mineral composition of the foliage in relation to the growth of Scots pine. — Forest Science 1 (3):210—218.
- Lundegårdh, H., 1945: Die Blattanalyse. — Jena (English ed. London 1951).
- 1949: Klima und Boden. — 3. ed. Jena.
- Malmström, C., 1935: Om näringsförhållandenas betydelse för torvmarkers skogsproduktiva förmåga. (Summary in German) — Medd. Statens skogsforskn. inst. 28:571—650.
- 1949: Studier över skogstyper och trädslagsfördelning inom Västerbottens län. (Summary in German.) — Medd. Statens skogsforskn. inst. 37 (11):1—231.
- [—] 1953: Skogsforskningen har ordet. — Skogen 40:29*—30*.
- Mitchell, H. L., 1934: Pot culture tests of forest soil fertility. — Black Rock Forest Bull. 5:1—138.
- 1939: The growth and nutrition of white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings in cultures with varying nitrogen, phosphorus, potassium and calcium. — Black Rock Forest Bull. 9:1—135.
- & Chandler, R. F. Jr., 1939: The nitrogen nutrition and growth of certain deciduous trees of Northeastern United States. With a discussion of the principles and practice on leaf analysis as applied to forest trees. — Black Rock Forest Bull. 11:1—94.
- Müller, K., 1934: Aschenanalysen über den standörtlich verschiedenen Mineralstoffgehalt der Fichtennadeln bei vergleichbarer Probenahme. — Diss. Sächs. Techn. Hochschule zu Dresden.
- [Näslund, M.,] 1955: Program för Norrlands skogsvårdsförbunds exkursion den 31 augusti 1955. — Norrl. skogsvårdsförb. tidskr. 1955 (4):485—570.
- Oksbjerg, E. B., 1954: Redogörelse för några danska växtnäringsförsök på hedjord. — Växtnäringsnytt 10(2): 47—52.
- Romell, L.-G., 1924: Samspelet mellan olika produktionsfaktorer. — Sv. skogsvårdsför. tidskr. 22:89—120.
- 1952: Skogsmarkens och skogsproduktionens ekologi. — Medd. Statens skogsforskn. inst. 42 (1):158—163.
- Spillman, W. J., 1933: Use of the exponential yield curve in fertilizer experiments. — U. S. Dept. of Agric. Techn. Bull. 348.
- Steenbjerg, F. 1951: Yield curves and chemical plant analyses. — Plant and Soil III (2):97—109.
- 1954: Manuring and plant production. — Analyse des Plantes et Problèmes des Engrais minéraux. VIII^e Congrès Intern. de Botanique. I.R.H.O. p. 31—34. Paris.
- Tamm, C. O., 1947: Markförbättringsförsök på mager sand. Undersökningar på Mölna försöksfält nära Vaggeryd i Småland. (Summary in English.) — Medd. Statens skogsforskn. inst. 36 (7):1—115.
- 1951 a: Seasonal variation in composition of birch leaves. — Physiol. Plant. 4:461—469.
- 1951 b: Chemical composition of birch leaves from drained mire, both fertilized with wood ash and unfertilized. — Svensk Bot. Tidskr. 45:309—319.
- 1953: Growth, yield and nutrition in carpets of a forest moss (*Hylacomium splendens*). — Medd. Statens skogsforskn. inst. 43 (1):1—140.
- 1954: A study of forest nutrition by means of foliar analysis. — Analyse des Plantes et Problèmes des Engrais minéraux. VIII^e Congrès Intern. de Botanique. I.R.H.O. p. 203—207. Paris.

- Tamm, C. O., 1955 a. Studies on forest nutrition. I. Seasonal variation in the nutrient content of conifer needles. — Medd. Statens skogsforskn. inst. 45 (5):1—34.
- 1955 b: A brief survey of the fertilization experiments at Mölna Field. (Mimeographed.)
- Tamm, O., 1936: Om ett försök med björkföryngring i markförbättrande syfte på svag sandmark i södra Sverige. (Summary in German) — Sv. Skogsvårdsför. tidskr. 24:241—266.
- 1937: Om de lågproduktiva sandmarkerna på Hökensås och i övre Lagadalen. (Summary in German.) — Medd. Statens skogsforskn. inst. 30:1—66.
- 1938: Om humustillståndets betydelse för skogen å en sydsvensk tallmo. — Skogen 25:385—388, 403—406.
- Troedsson, T., 1955: Vattnet i skogsmarken. (Summary in German.) — Kungl. Skogshögskolans skrifter No. 20:1—215.
- White, D. P., 1954: Variation in the nitrogen, phosphorus, and potassium contents of pine needles with season, crown position, and sample treatment. — Soil Science Soc. Amer. Proc. 18 (3):326—330.

Summary

The Effects of Supply of Plant Nutrients to a Forest Stand on a Poor Site

Introduction

In 1951 two fertilization experiments were laid out at Mölna Experimental Field near Vaggeryd in central Småland, South Sweden. The aim was 1) to establish whether a positive effect of peat or brush addition observed earlier in this site (Tamm 1947) could be explained as a case of nitrogen fertilization, and 2) to study the relationships between tree growth on one side and the chemical composition of the needles, particularly their nitrogen content, on the other. One experiment (No. 873) consisted of four different treatments: three different amounts of ammonium nitrate, and control, with duplicate plots for each treatment. In the following this will be called the nitrogen experiment, while the other experiment (No. 874), which was of a more preliminary nature, will be called the minus experiment. It comprised six different plots. One of these received salts containing almost all plant nutrients, while four of the other plots received all nutrients except one or a few. One plot was left untreated as a control.

Later additional experiments (Nos. 872 and 875) have been laid out at Mölna Field, but the results from these experiments are not yet ready, and will consequently not be discussed in this paper.

Chapter I. The Experimental Area and Its Stand

Soil and vegetation at Mölna Field have been described earlier (Tamm 1947). Only a few remarks will be made here. The field is an almost flat, sandy area, surrounded on three sides by water or swamps. The main fraction of the sand is almost everywhere medium sand (0.2—0.6 mm), with a certain admixture of finer and coarser particles. As a rule the ground water level lies 2 to 4 m below the soil surface. The soil profile is an iron podzol; the average depth of the leached horizon is 3.3 cm. The humus layer was about 5.7 cm deep in 1920 (shortly after the clear felling of the old stand) but has then decreased in depth (particularly the F-layer). Now the humus layer is again increasing, but in many places the H-layer is still much thicker than the F-layer.

The vegetation within the experimental area is dominated by *Vaccinium vitis-idaea* and mosses (*Pleurozium Schreberi*, *Dicranum undulatum*, *Hylocomium splendens*, and others). In more open places *Calluna vulgaris* and lichens (particularly *Cladonia rangiferina* and *sylvatica*) are common.

The main constituent of the Mölna stand is Scots pine. For the present investigation it was deemed desirable to make a parallel study of the changes in chemical composition of the foliage of Scots pine, Norway spruce, and birch (*Betula verrucosa* and *pubescens*, cf. Appendix III). Therefore strip No. VIII in the old Mölna experiment (see Fig. 5 in Tamm 1947) was chosen as experimental area. Here both spruces and birches occur as admixture. This strip was planted in 1922 with one year-old pine seedlings, mixed with birch and spruce seedlings. For the details about the plantation and early development of the stand, see Tamm 1947.

On the whole the pines have developed well, while many of the planted birches have died. A large number of the spruces are still alive, but they have usually grown slowly and now form an understory in the pine stand. Several of them are still less than 1 m high.

Most of the different treatments in the old Mölna experiments (e. g. harrowing) had no or temporary effects only. Within the plots treated with lime or brush the stand is now rather open, because many of the trees have been killed (see Tamm 1947). These plots were avoided, when the new experiments were laid out.

Two representative pictures of the Mölna stand are shown in Figs. 1 and 2. The results of measurements of the stand made in 1954 within the different plots are given in Table I.¹ The differences, particularly in tree height, between the various plots are relatively small, indicating that the site is rather uniform and thus well suited for fertilizer experiments.

Chapter II. The Fertilization in the Spring of 1951

In the nitrogen experiment the different treatments (called 0, N₁, N₂, and N₄) were assigned at random to the plots within each of two blocks, A and B (see Fig. 3). The amounts of nitrogen in kilograms to the hectare corresponded to about 50, 100, and 200 on N₁, N₂, and N₄ plots respectively. The plot size was approximately 22.5 m × 22.5 m. The ammonium nitrate was spread on the plots on April 25, 1951, dissolved in 60 to 80 l water to the plot. The snow had partly melted away by then, but the soil was still very wet.

As for the minus experiment laid out simultaneously the plot size was 20 m × 20 m. The salt additions are listed in Table II. Ammonium nitrate, zinc chloride, and copper chloride were watered out, while the other salts were given dry.

Chapter III. Visible Changes in Tree Stand and Soil Vegetation after Fertilization

The first change observed in the tree stand after the treatments was a colour shift in the spruces, which grew deeper green in the nitrogen fertilized plots. This reaction was first noticed in the autumn after treatment and remained for some years. In 1955, however, no clear difference in colour could be observed between N₄ plots and control plots. Although no height measurements have been made on

¹ Note that the Swedish notation with a decimal comma instead of a decimal point is used in all Tables.

the spruces, there seems to be a general tendency to better growth in the nitrogen fertilized spruces, particularly in N₂ and N₄ plots, in the years 1952, 1953, and 1954.

The pines have also got a more deep-green colour after nitrogen additions, though it was more difficult to observe the difference during some seasons, due to the winter colouring of the pine needles. The pine crowns have also grown denser, which has been noted when sample branches for needle analysis were cut from the pines.

The birches also appear to have reacted on the nitrogen additions by getting denser crowns and more dark green leaves.

The ground vegetation has been relatively little affected by the nitrogen additions. Within the N₄ plots, in particular, some damage was observed on *Vaccinium* and mosses during the first summer after the treatment. Later the plants seem to have recovered to a great extent. A positive reaction was found in *Deschampsia flexuosa*, as in earlier experiments (see Malmström 1949, Fig. 19), but the effect was rather weak, and no new colonization by *Deschampsia* was observed.

In the minus experiment salt damage of the same type as in the ammonium nitrate plots was observed, but in additions there occurred more severe damage on the mosses, which often became brown or reddish and died. This effect probably had something to do with some of the micro nutrients (Cu or Zn), which seem to have been added in too large amounts.

Chapter IV. Diameter Growth of the Pines after Fertilization

The diameter growth of the pines within the experimental plots has been studied on increment cores, collected in 1954. About 40 trees within each plot were bored at 1.2 m height and from varying directions. One core was taken from each tree. The tree class of the sampled trees was noted: 1 = dominant trees; 2 = co-dominant; 3 = intermediate; and 4 = suppressed trees. The dominant trees usually made up two thirds of the total number of trees, and in the diagrams they have been treated as one group, the three other classes being taken as another; the latter is not only smaller, but also more heterogeneous from a physiological point of view. The cores were measured by the methods used at the Swedish Forest Research Institute (see Eklund 1949).

The homogeneity of the Mölna stand, together with the absence of disturbing influences from thinning or other treatments, allow reliable growth measurements on increment cores; yet it must be remembered that only relative figures are obtained. One source of error in the measurements may be called the "marginal effect": trees growing near the margin of a fertilized plot profit less by the nutrient addition than trees well inside the plot. Within a plot 22.5 m × 22.5 m about 17 per cent of the area lie less than one metre from the borderline. Fortunately the underestimation of the fertilizer effect will be less than this figure would indicate because of the shape of the growth curve (Fig. 5). We may assume that a tree growing on the borderline receives half the amount of fertilizer on the plot; yet its growth increase will be much greater than half that of trees inside the plot.

The results of the increment measurements in the nitrogen experiment are presented in Figs. Nos. 4, 5, and 6a and b, and in Table III. The data from the plot 874:III ("o_{minus}"; no treatment) are included in the means for the controls in these Figures. From the minus experiments some preliminary results are shown in Fig. 6 c and d.

First of all Fig. 4 shows the large fluctuations in annual growth within Mölna Field, which must be related to climatic influences (cf. Eklund 1954). A distinct positive effect of the ammonium nitrate supply is also observed from 1951 on. This effect is studied with statistical methods in Table IV for the case of dominant trees in 1952. In the analysis of variance no account is taken of the previous development (except that it determines the period means), while in the analysis of covariance the data for 1950 are used as "concomitant measurements". There is little doubt about the nitrogen effect (probability just below 0.001 in one case and just above in the other). The difference between the different additions of ammonium nitrate is not statistically significant ($0.1 > P > 0.05$ in the analysis of covariance), but highly probable, as similar differences are observed in all six cases in Table III.

The effect of increasing supply of nitrogen is better studied in another way than by analysis of variance or covariance. From earlier experiences (Mitscherlich, Baule, Spillman, Mitchell & Chandler, see Mitchell 1939) it could be expected that a formula of the type $Y = M (1 - 10^{-c(x+b)})$ might fit the experimental data. In this formula Y is the growth (or some function of the growth), M the maximum value of Y obtained at optimal supply of the factor x (more correctly at unlimited supply, supposing that high supplies of x have no adverse effects). The constant b corresponds to the amount of x available on the plot without treatment, but measured in the same units as x . C is another constant, chosen to make the expression $M \cdot 10^{-bc}$ equal to the difference in yield between optimally fertilized and unfertilized plots.

From Fig. 5 a and b it is evident that the Mitscherlich curve fits the present data very well. The curves in Fig. 5 are constructed by means of a simplified method (Spillman 1933), and their constants are given in Table V. A comparison can be made in one case between the values obtained with Spillman's method and a calculation based upon the method of least squares. The standard deviations given in the last case are approximate only.

Further conclusions from Fig. 5 a and b are the following ones:

1) The weaker trees (co-dominant, intermediate, and suppressed ones) react more strongly upon the N_4 treatment than the dominant trees. Evidently they suffer more from nitrogen deficiency. One explanation would be that more shaded trees need higher internal nitrogen concentrations. Another hypothesis would be that they have a lower ability to absorb nitrogen from the soil.

This would be in agreement with the results of Björkman (1942), who found decreasing mykorrhiza development with decreasing light. Some support for this explanation can also be found in Table V, where there is a tendency towards higher values for the constant b for the weaker trees than for the dominant trees. As it seems impossible that the weaker trees should react more strongly on nitrogen addition, if they have more nitrogen at their disposal than the dominant ones, the obvious explanation seems to be that the weaker trees take up the added nitrogen less effectively, and that the constant b therefore gets an apparently higher value; as said above the value of b is measured in the same units as the added nitrogen.

2) The growth reaction in the first summer was much weaker than in the second one. Similar results were obtained by Mitchell & Chandler (1939). Apparently the diameter growth is greatly predetermined by processes occurring before the salt addition at the start of the vegetation period, or at least before much of the added

nitrogen had been absorbed by the trees. This conclusion is in good agreement with Eklund's (1954) observation that, to a large extent, diameter growth in pine depends on the growth conditions of the preceding year, as well as on those of the current year. In 1953 the growth response to the nitrogen fertilization was lower than in 1952; it is not known whether the cause is a temporary increase in growth on the control plots or a fading out of the fertilizer effect, though the latter possibility appears very probable (see later). The yield curves for all three years are remarkably similar, at least when the dominant trees are considered.

3) An estimation of the growth at optimal nitrogen supply at Mölna Field must be regarded as rather unreliable, but judging from Fig. 5 and Table V the dominant pines within N₄ plots were not far from the optimum during the three years following the nitrogen addition. If this is so, then the growth within these plots is mainly determined by other factors than the nitrogen supply.

The results obtained from the minus experiment (Fig. 6 c and d) are more obscure than those from the nitrogen experiment. One reason is the lack of duplicate plots. The standard deviation of the plot means around the curve in Fig. 5a was 7 in the units used (for the 1952 values). The data in Fig. 6c have at least the same standard deviation, in Fig. 6d the error must be still greater. These data were obtained from the annual growth data (expressed as percentages of the 1950 growth) by division with the ratio (control growth the year in question)/(control growth 1950), and subsequent subtraction of the control growth. The best growth seems to have occurred within plot IV ("Mikro"); plot VI ("Allt") comes in the second place. This order can be explained by assuming a deleterious effect of some of the trace elements; such poisoning appears probable also for other reasons (p. 55). This complication makes it very difficult to explain the growth differences within the different plots of this minus experiment. Yet it seems clear that the nitrogen addition has had a strong effect here also (see further p. 61)

Chapter V. The Chemical Composition of Leaves and Needles from the Experimental Plots

Collection of Foliage Samples

The first collection of leaf and needle samples was made in the autumn before the fertilization, i.e. in early September 1950. At that time only the nitrogen experiment was planned in greater detail, and very little was known about suitable sampling methods. Later experiences have shown that the season was suitable for the collection of birch leaves, but too early for pine and spruce needles (Tamm 1951 a, 1955 a). Yet the needle samples from different sample trees are well comparable; it is only in comparisons between different years or places that the sampling season becomes critical.

In 1950 two sample trees of each of the three tree species (pine, spruce, and birch) were sampled within each plot of experiment No. 873, making up 48 individual samples. The conifer samples were further divided in subsamples according to the needle age. Each sample should consist of all needles or leaves from one well exposed branch from near the top of the sample tree (usually 3rd whorl in pine and spruce); in the case of spruce, however, many of the sample trees were not well exposed, as most of the spruces belonged to the understory. All samples were air-dried; this might be a source of error (White 1954, Tamm 1955 and

unpublished), but does not much affect comparisons between simultaneously collected and similarly treated samples. As a rule the birch leaves and pine needles were removed from the branches before drying, while the spruce needles were left to dry on the branches.

The 48 sample trees were marked, and new samples have been collected from these trees every autumn since 1950. The birch leaf samples have been taken about September 1st, and the needle samples in the middle of October, or later in the autumn. In the later collections usually two branches from each tree were taken; the variation in composition between leaves or needles within and between the sample trees is discussed in Appendix I.

In addition to the samples from individually marked trees samples were also collected, from 1951 on, from other pines and birches within both the nitrogen and the minus experiments. In these samplings needles were taken from one well exposed branch of each dominant pine in the central part of each plot (except the trees marked as already sampled). The birch leaf samples were collected in a similar way, but the samples were less representative, due to the lower number of birches in certain plots. In 1951, needles were also taken from the best spruces in the different plots in the minus experiment.

The unusually dry autumn of 1951 offered an opportunity to study the composition of freshly fallen unleached birch leaf litter in relation to the composition of green leaves from the same trees (the marked sample trees). Litter samples were thus collected from under each sample tree; the position of the litter showed that it had not been moved by the wind to any great extent.

Both *Betula verrucosa* and *Betula pubescens* occur in the experimental area. As the species of the sampled trees has been noted, the difference in composition between the two species can be studied. This is done in Appendix III.

The chemical analyses were carried out with methods described already (Tamm 1953). The analytical errors were rather small (usually less than 3 per cent of the values) in the case of nitrogen, phosphorus, and potassium. The reproducibility of the calcium analyses were also good (standard deviations about 3 per cent), but systematic errors may occur in the flame photometric determination of calcium (Leyton 1954b, Tamm 1955). Yet the calcium values from each series are probably well comparable, as the variations are small in the phosphate content of the samples, which is the most likely source of error in the present case.

All analytical results are given as per cent of the dry weight of the samples.

The Results of the Chemical Analyses

A. Pine.

Fig. 7 shows the changes in chemical composition of 1½-year-old needles of pine after nitrogen addition. Each value in the diagram is a mean of the values for four of the marked sample trees. Before treatment (in 1950) the contents of nitrogen and phosphorus were virtually the same in the sample trees from differently treated plots. The contents of potassium and calcium were more variable. Nitrogen fertilization resulted in a strong increase in nitrogen content, stronger the heavier the ammonium nitrate application had been. The decrease in nitrogen started already in 1952 and continued during the following years. The N₁ value fell in 1953 (and 1954) below that for the controls. In 1954 the differences in nitrogen content between different treatments were very small. The contents of other

elements than nitrogen appear to be relatively little affected by the nitrogen fertilization.

The nitrogen contents of the mixed samples from the different plots within the nitrogen experiment are presented in Table III and Fig. 8; they show a pattern of the development similar to that of the marked sample trees. For further discussion see next chapter.

From the minus experiment no analyses are available from before the treatments. Needle analyses from 1951 to 1954 are presented in Table VI and show temporary increases in nitrogen content on nitrogen fertilized plots. (Plot 874:I, "-CaMgS" for the year 1951, seems to be an exception from this rule, but the current needles from this plot were as high in nitrogen as those from the other nitrogen fertilized plots. The values in Table VI seem to show an increase in P, K, and Ca due to the fertilization, but the effects are rather small.

B. Spruce.

The results of the analyses of the spruce needles from the marked sample trees are shown in Fig. 9. The nitrogen contents before treatment were very similar, while the contents of P, K, and Ca differed more between the different plots. After nitrogen addition the nitrogen content developed in approximately the same way as in the pines. As to the other elements there are clear and interesting effects of the nitrogen addition: P contents went down already in 1951 on N-fertilized plots, and from that year on the fertilized spruces contain less phosphorus throughout the period. K and Ca were unaffected in 1951, but in 1952 their contents decreased on fertilized plots. In the case of K the decrease was temporary; in Ca it was still evident in 1954. These curves will be further discussed in the next chapter.

Table VII shows the composition of the spruce needles, which were collected in 1951 of the minus experiment. The contents of N, P, K, and Ca are apparently increased by the addition of salts containing these elements. Evidently the composition of the spruce needles with regard to the mineral nutrients is much more sensitive to different treatments than that of pine needles. (Table VII also shows some growth figures, but the differences between these are not statistically significant. Measurements on a larger material or preferably in 1952 or 1953 would probably have provided more information about the growth.)

C. Birch.

Fig. 10 shows the results of the analyses of birch leaves from the marked sample trees. Before the treatment the contents of N, P, and K were very similar in the different plots, while the Ca contents varied more. The nitrogen curves agree well with those for pine and spruce. The phosphorus curves agree in principle with those for spruce needles, while potassium contents appear less affected by the nitrogen addition. Calcium contents are temporarily decreased by this treatment.

Fig. 11 shows the variation in the N contents of green birch leaves, and of 1951 birch leaf litter in the nitrogen experiment. The nitrogen content of the litter very much depends on that of the green leaves from the same tree. The same is true of litter phosphorus in relation to leaf phosphorus or of litter calcium to leaf calcium (Fig. 12). Litter potassium appears to be more related to leaf (or litter) nitrogen than to leaf potassium. Possibly the back-migration of K is hampered in yellowing leaves rich in proteins.

The analyses of birch leaves from the minus experiment (Table VI) are partly uncertain, due to the low number of sample trees (particularly in the plots “-CaMgS” and “o_{minus}”). Yet there seems to be at least as great effect of the salt additions on the nutrient levels in birch as in spruce.

Chapter VI. The Relations between Tree Growth and Foliage Nutrient Contents

The Dependence of Pine Diameter Growth on Needle Nitrogen

Quantitative growth data from the experimental plots are available for pine diameter growth only. Needle nitrogen contents are also known for the dominant pines in all plots for the years 1951, 1952, and 1953. Both sets of data are given in Table III for the nitrogen experiment (including the extra control plot 874:III). In Fig. 13 a and b the growth data are plotted against the nitrogen content of 1½-year-old needles. From a physiological point of view it seems most natural to correlate the growth with the nutrient content the autumn before (Fig. 13 a); as needle composition hardly changes during winter (Tamm 1955a) this means the starting point for the growth. It is more common to correlate growth and composition in the same year (*e.g.* Leyton 1954a), and this has also been tried here (Fig. 13 b). As growth (as well as needle composition) in a tree in one year is correlated with that the year before (at least in pine), similar relationships may be expected in both cases. Yet changes in nutrient content during the second half of the vegetation period, if occurring, may obscure an existing correlation in the second case (illustrated in Fig. 13 b) but not in the first case. Therefore the absence of any correlation cannot be taken as evidence for the lack of causal relationships between growth and nutrient contents, if the latter is measured in the autumn after the growing season.

In the present case both Fig. 13 a and b show that the diameter growth in pines is intimately related to the nitrogen content of the needles. Under the experimental conditions there appears to be an *optimal nitrogen level* in the pine needles somewhere between 2.0 and 2.5 per cent. N additions to pines with this or slightly lower N contents have but small effects, while the growth is greatly speeded up by fertilization of pines with needle contents about 1.5 per cent. The curve first rises very steeply, and then becomes almost horizontal. Thus it is clear that in this case a method implicating the existence of a more or less linear regression line (*e.g.* the use of correlation coefficients, cf. Leyton 1954a, Leyton & Armson 1955) would lead to a serious underestimation of the importance of the leaf nitrogen level for the growth.

Fig. 14 shows that the curve for the relation between growth and needle composition the autumn before changes very little, if the composition of the current needles is used instead of that of older needles (cf. also Appendix II). Also in the case of current needles the optimal concentration appear to fall within the range 2—2.5 per cent N.

The only determinations of optimal nitrogen contents of Scots pine published so far are, to the knowledge of the present writer, those of Mitchell (1934). Unfortunately he gives rather few data regarding this species, and his optimum is thus fairly uncertain. Growth was approximately the same for three months old seedlings containing 2.15 and 3.75 per cent nitrogen at the end of the period. The true optimum probably lies between the two extremes. The seedlings were

analysed without separation in needles, stem and root, so the needle contents are not known.

From Björkman's (1942) extensive experiments with varying N and P supply to pine seedlings it can be concluded that nitrogen addition increases growth (49 per cent light, sterile conditions) only when stem + needles contain less than 2.3 per cent N, while seedlings with higher nitrogen contents often react adversely on N addition. The optimum level then seems to be 2.3 per cent N, or possibly somewhat more.

Even if Mitchell's and Björkman's results are in good agreement with the present data, it must be remembered that they concern physiologically very different material. The hypothesis that the optimal nitrogen level in current or 1½-year-old pine needles generally lies about 2—2.5 per cent must be tested by further experiments with grown-up trees. Yet there is nothing speaking against it, and it may thus be used as a working hypothesis until more results are available.

In this connection it should be stressed that "optimal" here means optimal for diameter growth (and no doubt also for volume growth) in short-term experiments; it is not impossible that high internal nitrogen levels make the pines more susceptible to attacks by parasites (e.g. *Fomes annosus* or *Phacidium infestans*). There is also much evidence pointing to a quality-deteriorating influence of high N supplies to pines.

As a clear dependence of the pine growth on the needle nitrogen was found in the nitrogen experiment, it seems desirable to find out whether such a relationship could be traced also in the minus experiment. This has been done in Fig. 15 a and b, where diameter growth has been plotted against needle nitrogen the autumn before (a) or after (b). There seems to be a regression of 1952 growth on 1951 needle nitrogen, fitted by the corresponding curve from Fig. 13 a, which has been drawn also in Fig. 15 a. Nitrogen contents in 1952 and 1953 were very similar in the different plots of the minus experiment, so that even for that reason no clear correlation can be expected.

The regression found in Fig. 15 a confirms the earlier assumption that much of the growth responses in the minus experiment are caused by changes in nitrogen supply. Direct fertilizer effects from the addition of some minerals are of course not excluded, but also indirect effects of the mineral supply on soil nitrogen are possible, e.g. by ion exchange effects or by stimulation of microorganisms.

The Dependence of Spruce and Birch Growth on Foliage Nitrogen Concentration

As quantitative information is lacking about the growth of these species after the nitrogen addition, very little can be said about their nitrogen requirements. Both species are generally considered to be more exacting than the pine on soil nutrient supply, and it would seem unlikely that their nitrogen optima should be attained before that of the pine. The impression got by the author is that the growth reaction of spruces and birches was stronger in N₄ plots than in N₂ plots just as in the case of pines. Leaf nitrogen content in N₄ birch leaves was 3.2 per cent in 1951, on the average (Fig. 11), while spruce needles from the same plots contained little more than 2 per cent nitrogen (in 1½-year-old needles; Fig. 9). The optimal nitrogen concentrations are probably not lower than these values, but may well be higher. In any case the foliage contents on unfertilized Mölna plots should be considered as indicating nitrogen deficiency, even if the nitrogen response has not been so great here as in some other experiments (se Malmström 1949).

The Dependence of Tree Growth on the Foliage Concentration of Mineral Nutrients

From a physiological point of view the study of the nitrogen in needles or leaves should not be considered as more important than that of the minerals. According to the present results, however, the Mölna Field is a site deficient in nitrogen, and the greater the deficiency, the more is the growth affected by the internal concentration of a nutrient. The question then is, whether there is also a deficiency in one or more of the mineral nutrients at Mölna. The minus experiment gave no clear information on that point. Yet we know something about the foliar contents of some nutrients in sites suffering from clear deficiencies (Tamm 1954), and the information now available on that point at our Institute has been summarized in Table VIII.

Table VIII shows that strong phosphorus deficiency may occur at foliage contents of about 0.10 per cent P in pine and birch, and at slightly lower P contents in spruce needles. In the case of spruce and birch the Mölna samples are all clearly above these deficiency levels; often the P contents are twice those in deficient sites. In pine the Mölna samples are also above the deficiency levels, but the difference is not quite as great as in the other two species. Yet it must be noted that the phosphorus concentration in pine needles appears to vary within rather narrow limits. Concentrations above 0.18 per cent have not yet been found in samples from natural stands (including such fertilized with phosphate). The Mölna samples range between 0.14 and 0.18 per cent, and serious phosphorus deficiency therefore appears excluded at Mölna.

The potassium deficiency level lies about 0.3 in the case of pine and birch, and slightly lower in spruce. As the Mölna samples usually contain about 0.5 per cent or more (at least in unfertilized plots), serious potassium deficiency also seems very unlikely.

Manganese contents were determined in some samples from experiment No. 874. Current needles from the plot "Allt" contained 0.16 per cent Mn, and those from plot "o_{minus}" 0.11 per cent. These values are several hundred times higher than the deficiency concentrations.

Deficiency levels for other mineral nutrients in pine, spruce or birch are not yet established, although work is in progress in this Institute (Ingestad, unpublished).

The following can be concluded about the relations between growth and mineral nutrient supply: neither the foliage nutrient contents nor the growth responses in the minus experiment make it probable that specific deficiency in one or more minerals occurs at Mölna. The growth in unfertilized plots is limited by nitrogen deficiency in the first place; if enough nitrogen is supplied, some mineral deficiency may occur, but probably other factors are of greater importance. These factors may be external, such as the water supply, or internal, as the genetic equipment. Also morphological or physiological properties caused by external conditions during earlier development may be important.

The Effects of Growth on the Foliage Nutrient Concentration

The interaction between growth and foliar nutrient concentrations is mutual. Some of the phenomena described in connection with Figs. Nos. 7, 9, and 10 can be explained as simple consequences of growth ("dilution effects", Lundegårdh 1945). This applies particularly to the decrease in potassium and calcium concentrations

in spruce needles after nitrogen addition (Fig. 9), and to the corresponding decrease in birch leaf calcium (Fig. 10). Also in pine (Fig. 7) the curves show trends similar to those in spruce, though not so marked. The decrease in K and Ca concentrations started in the second summer after fertilization, at the same time as the growth increased strongly. The obvious explanation is that a constant or but slightly increased amount of minerals had to be distributed on a larger amount of living tissue. The normal potassium concentration was soon restored in spruce, as also the calcium concentration in birch, while the calcium concentration in spruce remained on a lower level on the nitrogen fertilized plots. The recovery processes evidently must be associated with an increased uptake of the minerals in question, as a sudden decrease in the amount of living tissue seems unlikely.

If the potassium and calcium minima two or more years after nitrogen addition are interpreted as dilution effects, some other explanation must be found for the phosphorus minimum in spruce and birch the first autumn after nitrogen addition. In this case the recovery was very slow, which speaks against some kind of anion antagonism, as the nitrate ions probably soon disappeared from the soil solution. A possible explanation is that the nitrogen addition stimulated phosphorus-consuming soil organisms.

Also the N concentrations have certainly been affected by the growth variations. The maximum N content on fertilized plots was obtained in 1951, before the strong growth reaction. As growth increased, nitrogen concentrations went down. In the case of N1 plots, the nitrogen level in both pine and spruce, eventually fell below that on control plots. This might be explained by the assumption that a limited nitrogen addition might increase growth more than corresponds to the amount of added nitrogen. If this is so, the phenomenon is suggestive of the peculiar effects discussed by Steenbjerg (1951, 1954), who found decreased plant concentrations of the deficient element, when supply (and thereby growth) was increased. The careful investigation by Carles (1954) shows that nitrogen addition to wheat plants may decrease the final N content of certain organs, at the same time as that of other organs increases.

Some Remarks on the Use of Foliar Analysis on Forest Trees

The results discussed above have a bearing on the use of foliar analysis as a diagnostic method in forest research:

1) Nutrient concentrations in tree foliage are intimately related to growth, and in basic research the time curve of both processes must be studied. In this way, and by sampling needles or leaves from a specified position and in a given developmental stage, it is often possible to eliminate or at least minimize the "Steenbjerg effect". There is greater risk for this phenomenon in experimental work than when samples are collected from natural stands, which can be assumed to stand in a kind of equilibrium with their environment.

2) A dependence of growth on the concentration of a certain nutrient is to be expected in the first place where this nutrient is deficient. Another prerequisite for obtaining a correlation is that a sufficiently wide range of nutrient concentrations is studied. The regression line may or may not be linear; the latter possibility is certainly the rule if the range is wide enough.

3) Changes in the supply of one nutrient may well change the foliage concentrations of other nutrients, either by direct interaction or by changing the growth.

In this way positive or negative correlations between the growth and the concentration of certain nutrients may be obtained, while no correlation at all is found in other cases. The correlations obtained in this way may have very little to do with the causal relationships. Moreover, the regression line very often is not linear, which means that a correlation coefficient is an inefficient measure of the inter-relationship.

For these reasons we have not here tried the approach of Leyton (1954a), who studied the correlation coefficients between growth and concentrations of different nutrients on a nitrogen deficient site. The results in our case would probably have been as negative as those of Leyton. Possible positive correlations would not have told us much about the causal relationships. Lundegårdh (1945) has stressed that very little information can be gained by analysis of clearly deficient plants, except in the case of the most deficient nutrient.

4) According to the present author's opinion the best way to use foliar analysis in studies of forest nutrition is first to establish the deficiency concentrations (or perhaps rather ranges) for different nutrients by means of experiments with nutrient additions in the forest, in plantations, in nurseries, and in greenhouses. There is little doubt that deficiency ranges really exist for the foliage concentrations of most, perhaps all, plant nutrients under natural conditions. Yet it is not clear that the total content of a certain nutrient is always the best indicator; some elements may occur in less available form in the plants (e.g. iron phosphate).

5) The next step would be to determine the shape of the curve for growth at increasing content of a certain nutrient, as has been done here in the case of nitrogen in pine needles. Even if the optimal concentration of a nutrient may not be an unvariable constant, such curves would help us to know, where we have a severe deficiency, a moderate deficiency, a more or less sufficient supply, or an excess.

6) Even without any assumptions about the shape of the curve for growth versus nutrient concentration important conclusions can be drawn from comparative studies of nutrient concentrations *and* growth within stands treated in different ways. Thus we have made plans for an investigation of the nitrogen supply to young plantations on burnt or only clear-felled areas, and another investigation of the differences in nutrition between thinned and intact stands.

Chapter VII. Summary

In the spring of 1951 two fertilizer experiments were laid out in a 30-year-old pine stand (with some admixture of birch and spruce) at Mölna Experimental Field near Vaggeryd, central South Sweden. One of the experiments was a nitrogen fertilization, where ammonium nitrate was given in different dosages. The other experiment was a so-called minus experiment with both nitrogen and mineral salts.

The growth of the pines has been measured on increment cores collected in 1954. The nitrogen response followed the well-known Mitscherlich curve. The dominant pines increased their growth with up to about 65 per cent of the control growth during the second summer after treatment. Their nitrogen supply then appeared almost optimal to judge from the shape of the Mitscherlich curve. Weaker pines appeared to suffer more from nitrogen deficiency than the dominant ones.

Spruces and birches also reacted positively upon the nitrogen addition, but their growth has not been measured.

The results from the minus experiment are not quite clear. Yet there is a considerable nitrogen effect also here. Direct or indirect positive effects of the mineral salts are not excluded, but the trace element addition appears to have had a certain deleterious effect.

The contents of N, P, K, and Ca in the needles of pine and spruce and in birch leaves from the nitrogen experiment have been followed by annual samplings from before the treatment, and within the minus experiment from 1951 on. The changes in foliage nutrient concentrations are discussed in relation to growth. It is concluded that under the experimental conditions optimal diameter growth in pine is obtained where the nitrogen content of current and 1½-year-old needles is about 2—2.5 per cent of the dry weight. The corresponding optimal nitrogen level in spruce needles and birch leaves is not directly determined, but probably does not lie below 2 per cent in spruce needles (1½-year-old ones) and not below 3.2 per cent in birch leaves.

The interrelationships between growth and internal nutrient concentration are discussed both in relation to the results from the Mölna experiments and to data about "deficiency levels" of different nutrients, known from experiments in other places. Some remarks are made bearing on the use of foliar analysis as a diagnostic method in the study of forest nutrition.

Appendix I deals with the variation in composition of leaves or needles from various similar branches from the same or different sample trees, studied on data from 48 individual sample trees within the Mölna plots.

Appendix II deals with the correlation in composition of current needles and one year older needles in pine and spruce. As a rule a close correlation is found between the composition of needles of different age from the same branch. Both Mölna samples and samples from other places are analysed for this purpose.

Appendix III deals with the difference in composition between the two birch species *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. Both occur at Mölna Field, and most of the samples were taken there. For comparison some samples from other sites are also included.

B I L A G O R
APPENDICES

Variationen i sammansättning mellan prov från skilda träd och skilda men likartade grenar inom samma träd

Vid provtagningen sommaren och hösten 1954 togs två provkvistar från vart och ett av de 48 provträden inom kväveförsöket. Barr, resp. blad från varje kvist analyserades separat. En del av björkproven gick emellertid förlorade vid ett missöde i laboratoriet. Av detta skäl gjordes en ny liknande insamling av björkblad från samma träd 1955. I tabell IX har en variansanalys genomförts för de så erhållna fyra provserierna.

Ur tabell IX kan utläsas att i de allra flesta fall en signifikant skillnad föreligger mellan variansen mellan och inom träd, om man bildar varianskvoterna för medelkvadraterna och jämför dem med tillgängliga tabeller (t. ex. i Bonnier-Tedin 1940). Även mellan behandlingarna erhålles i åtskilliga fall signifikans, men det kan ej avgöras om detta beror på behandlingarna år 1951 eller på primära olikheter mellan de olika ytorna. Endast i ett fall, björkblad år 1955, är det tydligt att en stor del av variationen i kvävehalterna (måhända även i fosforhalterna) beror på att hälften av träden i juni 1955 fick nya kvävegivor.

Avsikten med uträkningen av tabell IX är emellertid icke undersökningen av de i detta sammanhang relativt ointressanta varianskvoterna, utan uppdelningen av variansen i komponenter, varigenom man kan få en uppfattning om det provtagningsfel som med nödvändighet vidlåder varje barr- eller bladprov.

Önskar man fastställa ett enskilt trädets näringstillstånd och för det ändamålet insamlar prov från k kvistar, blir standardavvikelsen för analysvärdet på blandprovet (om de kemiska analysfelen försummas, jfr. sid. 28) $= S_i/\sqrt{k}$. S_i är kvadratroten ur medelkvadraten (»mean square») »within trees» i tab. IX. Vill man däremot bestämma ett bestånds näringstillstånd genom ett prov från k kvistar från vardera av n representativa provträd blir standardavvikelsen i stället $\sqrt{\frac{S_b^2}{n} + \frac{S_i^2}{n \cdot k}}$; S_b^2 är det tal som i tab. IX betecknas som »variance between trees»; det utgör i de fall där varje träd är representerat med två prov halva skillnaden mellan medelkvadraten »between» och »within trees».

I tab. X återfinnas standardavvikelserna såväl i samma enheter som analysvärdena (procent av torrvikten) som i relativa enheter (procent av respektive analysvärde). Vi ser att om man vill fastställa ett enskilt trädets näringstillstånd ger redan ett prov från en enda kvist en ganska god uppfattning om kvävetillståndet (S_i/M varierar mellan 3,0 och 5,7 %). Beträffande övriga element

Tab. IX. Skattningar av variansen beträffande växtnäringsinnehållet mellan prov från olika kvistar inom samma träd, från olika träd, och från olika behandlingsled. Material från 16 provträd av vardera tall, gran och björk på Mölna försöksfält (fjölårsbarr av tall, årsbarr av gran, samt gröna blad av björk).

Estimates of the variance in nutrient percentages between samples from different branches from one and the same tree, from different trees, and from different treatments. Samples from 16 trees of each species at Mölna Field. The samples consist of 1½-year-old needles from pine, current needles from spruce, and green leaves from birch.

Tree Species Year	Source of Variation	De- grees of Free- dom	N		P		K		Ca	
			Sum of Squares	Mean Square	Sum of Squares	Mean Square	Sum of Squares	Mean Square	Sum of Squares	Mean Square
Pine 1954	Between treatments.	3	0,106875	0,035625	0,0011928	0,0003976	0,015634	0,005211	0,010934	0,003645
	Within treatments									
	Between trees....	12	0,294575	0,024548	0,0020684	0,0001724	0,169263	0,014105	0,130913	0,010909
	Within trees.....	16	0,098700	0,006169	0,0003975	0,0000248	0,007750	0,000484	0,023550	0,001472
	Total variation.....	31	0,500150		0,0036587		0,192647		0,165397	
	Variance between trees.....			0,009190		0,0000738		0,006810		0,004719
Spruce 1954	Between treatments.	3	0,157862	0,052621	0,0013505	0,0004502	0,041934	0,013978	0,034113	0,011371
	With in treatments									
	Between trees....	12	0,186125	0,015510	0,0259810	0,0021651	0,303413	0,025284	0,108875	0,009073
	Within trees.....	16	0,022200	0,001388	0,0013300	0,0000831	0,049650	0,003103	0,035200	0,002200
	Total variation.....	31	0,366187		0,0286615		0,394997		0,178188	
	Variance between trees.....			0,007061		0,001041		0,011091		0,003436
Birch 1954	Between treatments.	3	0,134179	0,044726	0,0204821	0,0068274	0,142431	0,047477	0,429901	0,143300
	Within treatments									
	Between trees....	11	0,657171	0,059743	0,0256427	0,0023312	0,411705	0,037428	0,441293	0,040118
	Within trees.....	10	0,133450	0,013345	0,0093170	0,0009317	0,086600	0,008660	0,121750	0,012175
	Total variation.....	24	0,924800		0,0554418		0,640736		0,992944	
	Variance between trees.....			0,028657		0,0008644		0,017768		0,017259
Birch 1955	Between treatments.	3	4,65873	1,55291	0,049283	0,016428	0,08565	0,02855	0,16932	0,05644
	Within treatments									
	Between trees....	12	2,67895	0,22324	0,018087	0,001507	0,33015	0,02751	0,15983	0,01332
	Within trees.....	16	0,12685	0,00793	0,004963	0,000310	0,19000	0,01188	0,11100	0,00694
	Total variation.....	31	7,46453		0,072333		0,60580		0,44015	
	Variance between trees.....			0,10766		0,000598		0,00782		0,00319

är det tillrådligt att ta prov av flera kvistar; prov av fyra kvistar får standardavvikelsen $S_i/2 M$.

Gäller det att fastställa ett bestånds näringstillstånd måste man ha större prov för att komma ned till rimliga standardavvikelser. Nedersta raden i tab. X visar standardavvikelserna för prov från en kvist av vardera tio provträd; för kväve synes säkerheten vara tillfredsställande, och för de övriga ämnena kan sådana värden användas i varje fall i orienterande syfte. Den relativt höga standardavvikelsen för kvävehalten hos björk 1955 kan möjligen sammanhånga med att de enskilda träden delvis ej hunnit reagera på den strax före den långa torkperioden utförda kvävegödslingen.

Tabell X. Standardavvikelsen för analysvärden på prov bestående av barr eller blad från en kvist från olika antal provträd, beräknad ur variansskattningarna i tab. IX. Se vidare texten.

The standard deviation of samples consisting of the needles or leaves from one branch from different numbers of sample trees, calculated from the estimated variances in Table IX. For further explanation, see text.

		N				P				K				Ca			
		Pine	Spruce	Birch 1954	Birch 1955	Pine	Spruce	Birch 1954	Birch 1955	Pine	Spruce	Birch 1954	Birch 1955	Pine	Spruce	Birch 1954	Birch 1955
M	Average content of element in per cent of dry weight.	1,609	1,240	2,028	2,548	0,158	0,207	0,214	0,202	0,536	0,635	0,749	0,785	0,285	0,244	0,818	0,689
S_i	Standard deviation within trees	0,079	0,037	0,116	0,089	0,005	0,009	0,031	0,018	0,022	0,056	0,093	0,109	0,038	0,047	0,110	0,083
S_b	Standard deviation between trees	0,096	0,084	0,169	0,328	0,009	0,032	0,029	0,024	0,083	0,105	0,133	0,088	0,069	0,059	0,131	0,056
$S = \sqrt{S^2 + S_b^2}$	Standard deviation of a sample from one branch in one tree	0,124	0,092	0,205	0,340	0,010	0,034	0,042	0,030	0,085	0,119	0,163	0,140	0,079	0,075	0,172	0,101
$\frac{S_i}{M} \cdot 100$	4,9	3,0	5,7	3,5	3,2	4,4	14,5	8,9	4,1	8,8	12,4	13,9	13,3	19,3	13,4	12,1
$\frac{S}{M} \cdot 100$	7,7	7,4	10,1	13,4	6,3	16,4	19,6	14,9	15,9	18,7	21,8	17,8	27,7	31,5	21,0	14,7
$\frac{S}{M} \cdot \frac{100}{\sqrt{5}}$	3,4	3,3	4,5	6,0	2,8	7,3	8,7	6,6	7,1	8,4	9,7	8,0	12,4	13,8	9,4	6,6
$\frac{S}{M} \cdot \frac{100}{\sqrt{10}}$	2,4	2,3	3,2	4,2	2,0	5,2	6,2	4,7	5,0	5,9	6,9	5,6	8,8	9,7	6,6	4,6

Innan man mer eller mindre kvantitativt vill tillämpa de funna standardavvikelserna på material från andra bestånd, måste man givetvis göra klart för sig om dessa bestånd kan vara jämförbara med Mölnabeståndet i fråga om variabilitet i kronsammansättningen. De sexton undersökta provtallarna tillhör det härskande kronskiktet, och vi har förut betonat att tallbeståndet på Mölna är ovanligt jämnt. Det är således troligt, att variabiliteten är större hos bestånd på mera ojämna mark. Beträffande gran är i stället Mölna-materialet ojämnt, eftersom det delvis består av prover från undertryckta träd. Även björkmaterialet är i viss mån ojämnt. Det är således knappast troligt att vi har råkat få en abnormt liten variation, när det gäller dessa trädslag. Man vill förr tro, att lägre standardavvikelser skulle erhållas i mera enhetliga bestånd.

För orienterande ändamål synes prov från en kvist av vardera tio träd

väl kunna användas; vill man öka säkerheten i bestämningen är det bättre att öka antalet provträd än att ta flera kvistar från varje provträd.

Det har redan påpekats att de lägsta standardavvikelserna i regel har erhållits för kvävet del. Det ligger nära till hands att sätta detta i samband med kvävet roll som begränsande faktor på Mölna-fältet. I fysiologiska försök med varierad tillförsel av näringsämnen uppträder ofta en låg variation i kvävehalt just när kväve är det tillväxtbegränsande ämnet.

Appendix I

The Variation in Nutrient Content between Samples from Different Trees and from Different but Similar Branches from the Same Tree

At the sampling in 1954, samples were collected separately from two similar branches of each of the 48 individual sample trees in the nitrogen experiment. However, since part of the birch samples were lost by accident, a new collection of similar samples from the same birches was made in 1955. Table IX shows analyses of variance of the data obtained by these analyses.

From Table IX it is possible to calculate variance ratios showing significant differences between different trees (compared with the differences between different branches from one and the same tree). Significant differences are also obtained between treatments in several cases, though it is not always clear whether the differences are due to the fertilization in 1951, or to primary differences between plots. Half the number of plots was refertilized in 1955, which resulted in a large variation in nitrogen contents, between fertilized and not fertilized plots, in birch leaves sampled that year. Also the phosphorus values may have been affected by the new treatment (cf. p. 59).

Yet the calculation of variance ratios from Table IX adds relatively little new information; of greater importance is the fact that the sampling error of needle or leaf samples of any size can be calculated from the components of variation given in the Table.

If we are interested to know the nutrient status of a single tree, an average of values for k samples collected from similar branches has a standard deviation equal to S_i/\sqrt{k} ; S_i is the square root of the mean square within trees in Table IX. (If the analysis, as usually, is carried out on a mixed sample from all k branches, we also have to add the chemical error.)

If we are concerned with the nutrient status of a whole stand, we collect samples of k branches from each of n trees. The standard deviation of our values then is

$\sqrt{\frac{S_b^2}{n} + \frac{S_i^2}{n \cdot k}}$, where S_b^2 is the figure called "variance between trees" in Table IX.

This figure is obtained by calculating the difference between the mean square for "between trees" minus that for "within trees", divided by two (in the simple case where each sample tree is represented by two branches).

In Table X standard deviations are given both in the same units as the analytical values (as per cent of sample dry weight) and in relative units (as per cent of the

analytical value). A sample consisting of one branch from one tree gives a fairly good idea of the nitrogen status of the tree (S_i/M varying between 3.0 and 5.7 per cent), while it can hardly be used as a measure of the nitrogen status of the whole stand (S/M varying between 7.4 and 13.4 per cent). In the case of other nutrients than nitrogen it is still more advisable to sample more than one branch, even if we are concerned only with a single tree.

In the sampling of a whole stand an increased number of trees will increase the accuracy much more than an increased number of branches in the same trees according to the formula of the standard deviation given above. The last line in Table X shows the sampling errors when ten trees are represented in the sample with one branch each. In the case of nitrogen the values obtained by this sample size appear to be accurate enough for most purposes. The standard deviations for P, K, and Ca are larger, but this is also true of the range of variation of the contents of these elements. Also data of a moderate accuracy can therefore often be useful.

The standard deviations in Table X are calculated for the Mölna stand, more exactly for 16 trees of each species within the Mölna stand, and a more general application is thus justified only in cases where nutrient variation can be assumed to agree with that at Mölna. The pine stand at Mölna is, as stated before, unusually uniform. It is consequently probable that the variation in nutrient content between dominant pines is relatively low at Mölna, and somewhat higher standard deviations may well be met with in many other stands. The spruces, on the other hand, are partly suppressed by the pine stand, partly growing well. A more uniform spruce stand would probably not show a higher variability in nutrient contents. Something similar may be said about the birches, which, as a rule, belong to the dominant or co-dominant tree classes, but otherwise vary much in growth and appearance.

In Table X the standard deviations—in relative terms—are lower in the case of nitrogen than for the other three elements (in pine the phosphorus variability also is low). This may be a consequence of the relatively limited range of nitrogen contents, as compared to the ranges of some of the other elements, but it may also have something to do with the nitrogen deficiency at Mölna. In physiological experiments a low variation in nitrogen content is often found, when nitrogen supply limits growth.

Näringshalterna i årsbarr och fjolårsbarr ur samma prov

Flertalet analysvärden i denna avhandling har avsett fjolårsbarr av tall eller gran. Detta val av barråtgång står i överensstämmelse med en äldre tysk konvention (se Müller 1934). Några andra tillämpliga insamlingsföreskrifter fanns ej publicerade när denna undersökning påbörjades. Sedermera har det visat sig att sammansättningen hos barr av olika ålder varierar parallellt, så snart man rör sig med fullt utvuxna barr (Tamm 1955 a). Det bör således gå lika bra att analysera årsbarr, om proven samlas in efter vegetationsperiodens slut; att årsbarr reagerar minst lika känsligt som fjolårsbarr för gödslingsåtgärder framgår även av denna undersökning. Praktiska skäl talar för användningen av årsbarr i stället för fjolårsbarr, särskilt vid undersökningar i äldre bestånd. Det bästa sättet att få ned väl exponerade provkvistar från höga träd är skjutning med hagelgevär, och det är betydligt lättare att få ned tillräckliga mängder årsbarr på detta sätt utan att skada träden (särskilt toppskotten), än det är att få äldre skottgenerationer.

Nyligen har Leyton & Armson (1955) för barranalys rekommenderat insamling av årsbarr så nära trädets topp som möjligt. Till denna rekommendation kan även vi ansluta oss. När det gäller äldre träd torde det dock knappast vara nödvändigt att samla proven från ett bestämt grenvarv vilket ju ofta ej heller är möjligt. Hos björk har vi funnit ganska små skillnader i sammansättning mellan väl exponerade kvistar på olika höjd i kronan (Tamm opubl.) och liknande erfarenheter har meddelats av White (1954) i fråga om *Pinus strobus* och *Pinus resinosa*.

I en hel del fall har vi analyserat både årsbarr och fjolårsbarr ur samma prov. Ur dessa analyser kan man få en god bild av sambandet mellan halten av ett visst ämne i barr av olika ålder. I fig. 16—19 visas analysresultaten för tallbarr; i fig. 20—23 motsvarande resultat för granbarr. Som synes föreligger ett nära och tillnärmelsevis lineärt samband. Vid bladanalysundersökningar bör det således i princip gå bra att använda vilkendera som helst av de bägge yngsta barråtgångarna.

Mölnaproven har märkts ut särskilt i materialet, och det framgår att de väl ansluter sig till de regressionslinjer som kan dras. Endast ifråga om kalciumhalten i tallbarr avviker Mölna-proven något från de övriga; möjligen kan detta bero på att gödslingsåtgärderna påverkat årsbarr mera än fjolårsbarr (i minusförsöket, varifrån ifrågavarande prov är tagna år 1951).

Även om proven i fig. 16—23 ingalunda representerar något objektivt urval, eftersom prov från många lokaler med mycket speciella näringsförhållanden är med, kan det dock ha ett visst intresse att se hur Mölna-provens halter

Fig. 16—23. Sambandet mellan halterna av kväve, fosfor, kalium och kalcium i årsbarr och fjolårsbarr. ● Mölna-prov. ○ Övriga prov

Figs. Nos. 16 to 23. The contents of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium in current needles (»Årsbarr») plotted against the contents of the same element in one-year-old needles (»Fjolårsbarr») from the same samples. ● Mölna samples. ○ Other samples

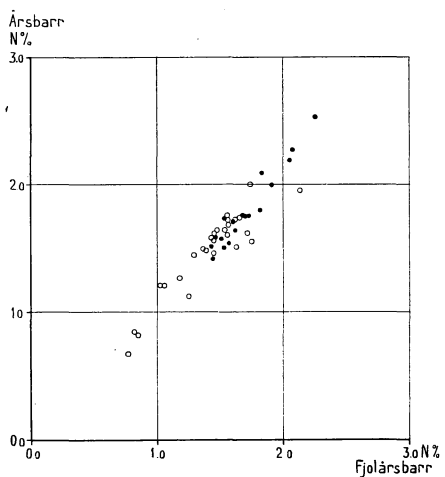


Fig. 16. Kvävehalten i tallbarr
Needle nitrogen in pine.

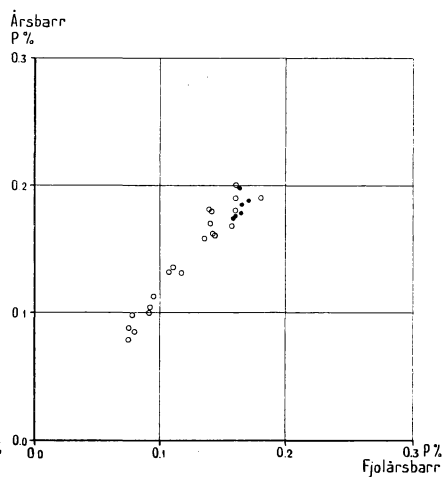


Fig. 17. Fosforhalten i tallbarr
Needle phosphorus in pine

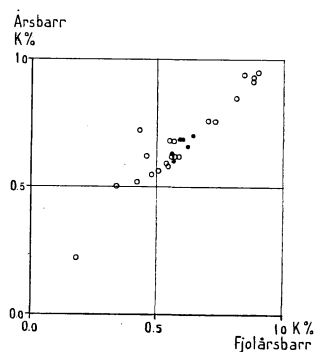


Fig. 18. Kaliumhalten i tallbarr
Needle potassium in pine

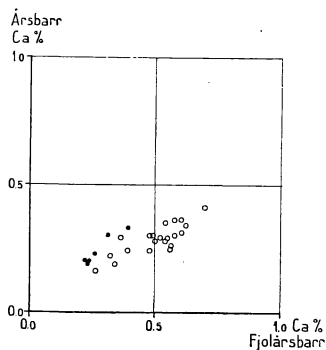


Fig. 19. Kalciumhalten i tallbarr
Needle calcium in pine

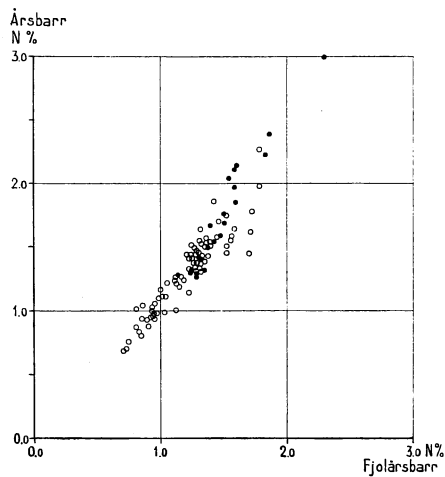


Fig. 20. Kvävehalten i granbarr
Needle nitrogen in spruce

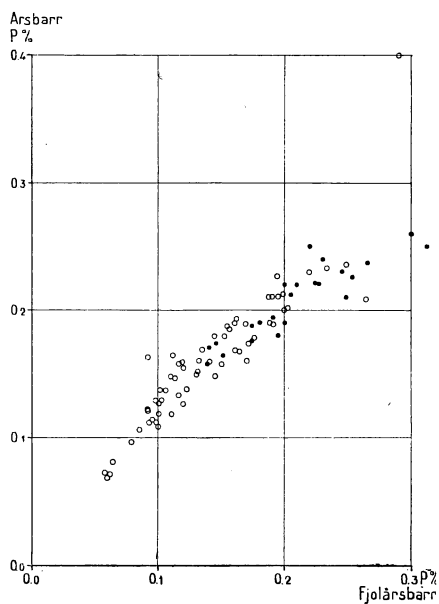


Fig. 21. Fosforhalten i granbarr
Needle phosphorus in spruce

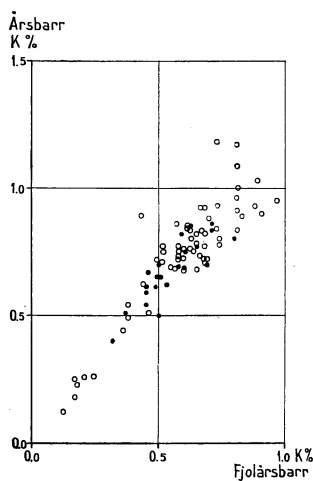


Fig. 22. Kaliumhalten i granbarr
Needle potassium in spruce

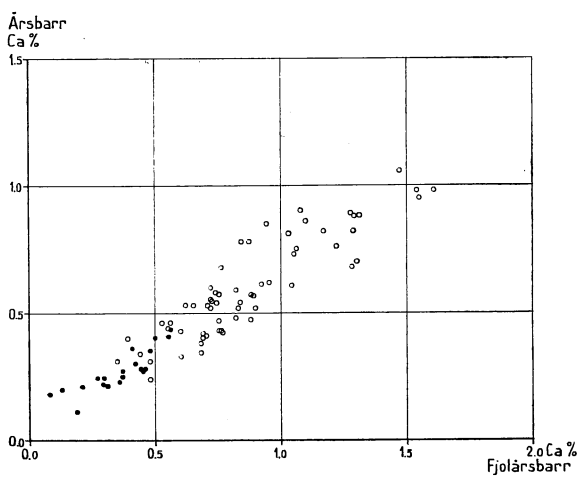


Fig. 23. Kalciumhalten i granbarr
Needle calcium in spruce

ligger i förhållande till övriga provs. I fråga om kvävet ligger de ogödslade Mölna-proven i närheten av medelvärdena för samtliga prov, medan de kvävegödslade ytornas barr ligger betydligt högre. Fosforhalterna hos Mölna-proven förefaller tämligen höga, kaliumhalterna normala och kalciumhalterna slutligen utpräglat låga. Resultatet av jämförelsen blir detsamma vare sig vi använder diagrammen för tallbarr eller för granbarr.

Appendix II

The Relation between the Nutrient Contents of Needles of Different Age

Most of the needle analyses reported in this paper concern 1½-year-old needles, collected in the middle of October or later. This age of the needle samples is in accordance with old German recommendations (see Müller 1934). No other information regarding the suitable age of needles at sampling was published at the moment when this investigation started in 1950. The analyses soon showed (e.g. Table VII) that sampling of current needles yielded approximately the same information as that of one-year-older needles. Yet it could be expected that the use of older needles might even out accidental irregularities in needle composition, due to climatic influences during the summer and autumn before sampling. However, it was found later (Tamm 1955 a) that the seasonal variations in composition are strictly parallel in needles of different age, except in actively growing young needles. Thus there is hardly anything speaking against the sampling of current needles, if they are only taken at the end of their first vegetation period, or later. There are practical reasons speaking for the sampling of current needles. In grown-up stands the most convenient method to get samples of sun-exposed needles is shooting them down with hails (Mitchell & Chandler 1939). If needles from near the top of the tree are desired, it is much easier to shoot off branch tips with only current needles than larger branches; of course the top shoot of the tree must not be damaged.

Recently Leyton & Armson (1955) have studied the correlation between tree height and nutrient composition of needles from different positions and ages in a young pine plantation. While some objections could be raised against the use of correlation coefficients between cumulative tree growth and needle nutrient contents at the end of the growth period as a measure of the importance of foliar nutrient concentration (see p. 64), we agree with their main conclusion, viz. that samples should preferably consist of current needles from a position near the top of the tree. In birch we have found relatively small differences between *exposed* leaves from different parts of the crown (unpubl.); White (1954) reports similar experiences from an investigation on white pine and red pine.

In recent field experiments we collect samples of current needles from exposed branches near the top of the trees. In the Mölna plots, as well as in some other cases, we have continued to sample one-year-older needles in order to make possible comparisons with the earlier collections. In several cases we have analysed both

current and 1½-year-old needles, particularly from habitats with deficiency symptoms in the trees, or else with symptoms of more or less abnormal nutrient supply. There was a possibility that such conditions could affect the normal relation between the composition of needles of different age; yet, in most cases, this assumption has not been corroborated.

Figs. Nos. 16 to 23 show the nutrient contents in current needles ("årsbarr") plotted against those of one-year-old needles ("fjolårsbarr") in pine and spruce. Data originating from Mölna are marked with filled dots, and those from other places with open dots. All samples from natural stands where both needle issues have been analyzed in this laboratory are included; in some cases the data concern needles from one branch only, and some of the chemical determinations have not been duplicated. Sampling and chemical errors may thus account for some of the scattering in the Figures.

Evidently there is a very good correlation between the contents of a nutrient (N, P, K, or Ca) in needles of different age both in pine (Figs. Nos. 16—19) and in spruce (Figs. Nos. 20—23). The regression line seems to be straight or almost straight in all cases. The Mölna samples do not deviate from the common regression line, except in Fig. 19, where current pine needles from Mölna appear to contain more calcium than needles from other places with the same calcium content in the older needles. It is possible that the fertilization with gypsum affected current pine needles more than older ones; four of the six Mölna samples in Fig. 19 had been treated with gypsum. In other cases no influence of the different treatments on the relation between the two needle issues was registered.

Thus, the conclusion to be drawn from the investigation of Figs. Nos. 16 to 23 is that the two youngest needle issues behave very similarly, as far as their nutrient concentrations are concerned.

It is of a certain interest to compare the composition of the Mölna samples in Figs. Nos. 16 to 23 with the composition of the rest of the samples; yet we must remember that the average composition of these samples cannot be taken as the "normal" needle composition. A more extensive comparison material will be published later.

The nitrogen content of needle samples from unfertilized Mölna plots appears to coincide approximately with the mean of the whole bulk of data. The highest nitrogen contents occurring in Figs. Nos. 16 and 20 come from N₄ plots at Mölna.

The phosphorus content of the Mölna samples appears to be relatively high (Figs. Nos. 17 and 21), but many of the data in the diagrams come from peaty soils, which are generally poor in phosphorus.

The potassium content of the Mölna samples (Figs. 18 and 22) appears quite normal, while calcium contents (Figs. 19 and 23) are definitely low at Mölna. The lowest calcium values were found in some of the spruce samples from individual trees at Mölna; and may not be representative of the stand.

En jämförelse mellan halterna av kväve, fosfor, kalium och kalcium i blad av vårtbjörk och glasbjörk från samma ståndort

Eftersom antalet björkar har varit lågt inom de flesta av försöksytorna på Mölna, har intet försök gjorts att behandla vårtbjörk och glasbjörk var för sig i diskussionen av försöksresultaten. Vårtbjörken är den vanligaste arten på försöksfältet, och resultaten hänför sig närmast till denna art, även om inblandningen av glasbjörk i materialet utgör ett osäkerhetsmoment. Vid provtagningarna har emellertid Mölna-björkarna undersökts med avseende på arten, och det finns möjlighet att jämföra näringsinnehållet i blad av de bägge arterna från samma försöksytor, eftersom proven i vissa fall har hållits isär artvis. Av de sexton individuella provträden inom kväveförsöket var tio vårtbjörkar och sex glasbjörkar. Medelvärdena av analyserna på vardera gruppen (1950 års värden, före kvävegödslingen) återfinnes i tab. XI, första raden. I samma tabell återfinnes även medelvärden för sex vårtbjörkar och sex glasbjörkar, växande tillsammans på en mineralnäringsfattig dikad myr (Södra Hällmyren vid Robertsfors, Västerbotten, jfr. Malmström 1935). Tabellen återger också värden för ytterligare en del prov från ogödslade ytor på Mölnafältet, där dock träden ej hållits isär individuellt, samt medelvärden för fyra års provtagningar på sex vårtbjörkar och fyra glasbjörkar växande i en barrblandskog på morän i Roslagen. I sistnämnda fall kan det föreligga

Tabell XI. Jämförelse mellan växtnäringsinnehållet i blad av vårtbjörk (v) och glasbjörk (p) från samma lokaler.

A comparison between the nutrient concentration in leaf samples of *Betula verrucosa* (v) and *B. pubescens* (p) from the same plots.

Number of Sampled Trees		Date of Sampling	Locality	Nutrient Content in per Cent of Sample Dry Weight							
				N		P		K		Ca	
v	p			v	p	v	p	v	p	v	p
10	6	4. 9. 1950	Mölna (Expt. No. 873)	2,06	1,89	0,254	0,228	0,64	0,55	0,58	0,70
6	6	8. 8. 1951	S. Hällmyren, Robertsfors, Västerbotten.....	2,71	2,21	0,085	0,073	0,48	0,40	0,45	0,56
4	1	3. 9. 1954	Mölna, plot A.....	2,12	1,94	0,309	0,305	0,80	0,81	0,62	1,03
5	3	3. 9. 1954	" " O _B	2,38	1,86	0,284	0,243	0,73	0,61	0,54	1,26
4	1	3. 9. 1954	" " O _C	2,15	1,70	0,310	0,238	0,73	0,77	0,68	0,71
3	2	3. 9. 1954	" " O _D	1,88	1,83	0,264	0,237	0,63	0,60	0,97	0,90
6	4	1952—1955	Grenholmen, Roslags-Bro. Uppland.....	2,24	2,12	0,133	0,110	0,98	0,92	1,10	1,14

Tabell XII. Variansanalys på näringshalterna i blad av vårtbjörk och glasbjörk från Mölnafältet (16 st.) och Södra Hällmyren (12 st.).

Analysis of variance of the nutrient contents of birch leaves from *Betula verrucosa* and *B. pubescens* from Mölna field and S. Hällmyren.

Source of Variation	Degrees of Freedom	N		P		K		Ca	
		Sum of Squares	Mean Square	Sum of Squares	Mean Square	Sum of Squares	Mean Square	Sum of Squares	Mean Square
Between groups (Mölina and S. Hällmyren) .	1	1,472076		0,188623		0,187158		0,091015	
Between species.....	1	0,665837	0,665837	0,003295	0,003295	0,046667	0,046667	0,085289	0,085289
Interaction between species and habitat	1	0,193424		0,000532		0,000520		0,000178	
"Error" (within sub-groups).....	24	1,148706	0,047863	0,025949	0,001081	0,193123	0,008047	0,599043	0,024960
Total variation.....	27	3,480043		0,218399		0,427468		0,775525	
Variance ratio $\frac{\text{Between species}}{\text{Error}}$		13,91**		(3,05)		5,80*		3,42	

någon skillnad mellan ståndorterna för de bägge arterna; i övriga fall är det svårt att tänka sig några systematiska skillnader i detta avseende.

Tabell XI visar en tydlig tendens till högre kväve-, fosfor- och kaliumvärden hos vårtbjörk och högre kalciumvärden hos glasbjörk. Ett enkelt teckentest ger 5 % signifikans beträffande kväve och fosfor. För variansanalys lämpar sig huvudsakligen materialet från de individuella provträden på Mölna och S. Hällmyren. En sådan har genomförts i tabell XII, och visar 1 % signifikans beträffande kväve och 5 % beträffande kalium. Trots att materialet för den statistiska bearbetningen är så litet, får man nog säga att det föreligger starka indikationer för existensen av genomgående skillnader i kemisk sammansättning mellan de bägge arterna. Fortsatta undersökningar på denna punkt är mycket önskvärda, då de kan ge upplysningar om de bägge trädslagens markkrav och inverkan på marktillståndet, i synnerhet om den kemiska undersökningen kombineras med produktionsundersökningar.

Appendix III

A Comparison between the Contents of Nitrogen, Phosphorus, Potassium, and Calcium in Leaves from *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh., Growing in the Same Site

The number of birches within most of the experimental plots at Mölna has been too low to allow separate investigations of the fertilizer responses of the two birch species. *Betula verrucosa* is more common than *B. pubescens* at Mölna Field, thus the results in the first place apply to that species. In order to make a comparison possible, the samples in a few cases were collected separately for the two species

(the species of each sampled tree has been noted also in cases where the samples were mixed).

Table XI gives a record of the cases where *Betula verrucosa* and *B. pubescens* have been sampled on the same plot (only samples from unfertilized plots have been used). The first line in the Table gives the means for the 10 *B. verrucosa* and the 6 *B. pubescens* among the 16 individually sampled birches within the nitrogen experiment at Mölna, using the data for 1950, the autumn before fertilization. Next line gives a similar set of data for 6 *B. verrucosa* and 6 *B. pubescens* growing together in a drained, poor mire in North Sweden (S. Hällmyren near Robertsfors, Västerbotten, cf. Malmström 1935). The next four pairs of samples are again from Mölna. The samples from different trees were not analyzed individually in these cases, but the *B. pubescens* samples were analyzed separately and the *B. verrucosa* values calculated from these values and from analyses of mixed samples consisting of equal aliquots from each birch within the plot; data for the mixed samples were required for comparison with earlier data for mixed samples. The last line in Table XI presents data for six *B. verrucosa* and four *B. pubescens* from a plot with a mixed birch- spruce- pine stand on moraine in eastern Uppland, Central Sweden. These trees were sampled individually during four consecutive years; yet the site is not as uniform as those of Mölna and S. Hällmyren, and some site differences may occur between the two species here. In the other two habitats systematic differences between the places where the two species grow appear almost excluded.

An examination of Table XI shows that the contents of nitrogen are higher in *Betula verrucosa* than in *B. pubescens* in seven cases of seven possible; the same is true of the phosphorus contents. The potassium contents are higher in six of the seven cases, and the calcium contents are *lower* in five out of seven cases. According to the "sign test" seven positive differences of seven possible correspond to a significance level of 5 per cent (Dixon & Massey 1951, p. 324).

Of the data in Table XI only those from the individually sampled trees at Mölna and Hällmyren appear fit for a more thorough statistical investigation. An analysis of variance has been made of these data in Table XII. The result is that the difference in nitrogen content between the two species is significant (P slightly above 0.001), while the potassium difference is almost significant ($0.05 > P > 0.01$). In the case of phosphorus and calcium the probability lies between 0.2 and 0.05; as for phosphorus, however, the variance is evidently not homogeneous in the two sites, and the analysis of variance is consequently not well applicable. From Table XII it is also clear that there are significant differences between the two sites, but this result gives us no new information: it is already known that Mölna Field is deficient in nitrogen and S. Hällmyren in minerals (Malmström 1935, Björkman 1941, Tamm 1951 b).

The general conclusion from Tables XI and XII is that in the habitats studied *B. verrucosa* contains higher percentages of nitrogen, probably also of phosphorus and of potassium, in its leaves, as compared with *B. pubescens*. As for nitrogen the average difference in Table XI is as high as about 12 per cent of the *B. verrucosa* value. If there is any difference in calcium percentages, *B. pubescens* is higher than *B. verrucosa*. As the habitats in question are of very different types, it seems likely that the observed differences in composition (particularly in nitrogen content) really are characteristic of the two birch species. The subject seems well worth further investigation, as possible differences in nutrient content may well be related

to the differences in nutrient demands of the two species. Further the influence of birch leaf litter on the humus layer must be different according to the chemical composition of the litter, even if also other litter properties are of great importance (e.g. palpability for soil animals). Yet it must be remembered that percentage composition of leaf or litter only gives part of the necessary information. An uptake of small amounts of nutrients by a slow-growing tree may result in higher nutrient concentrations in the leaves than a much higher nutrient consumption by fast-growing trees. In this case, as well as in some instances pointed out before (p. 64), foliar analysis must be combined with yield studies.